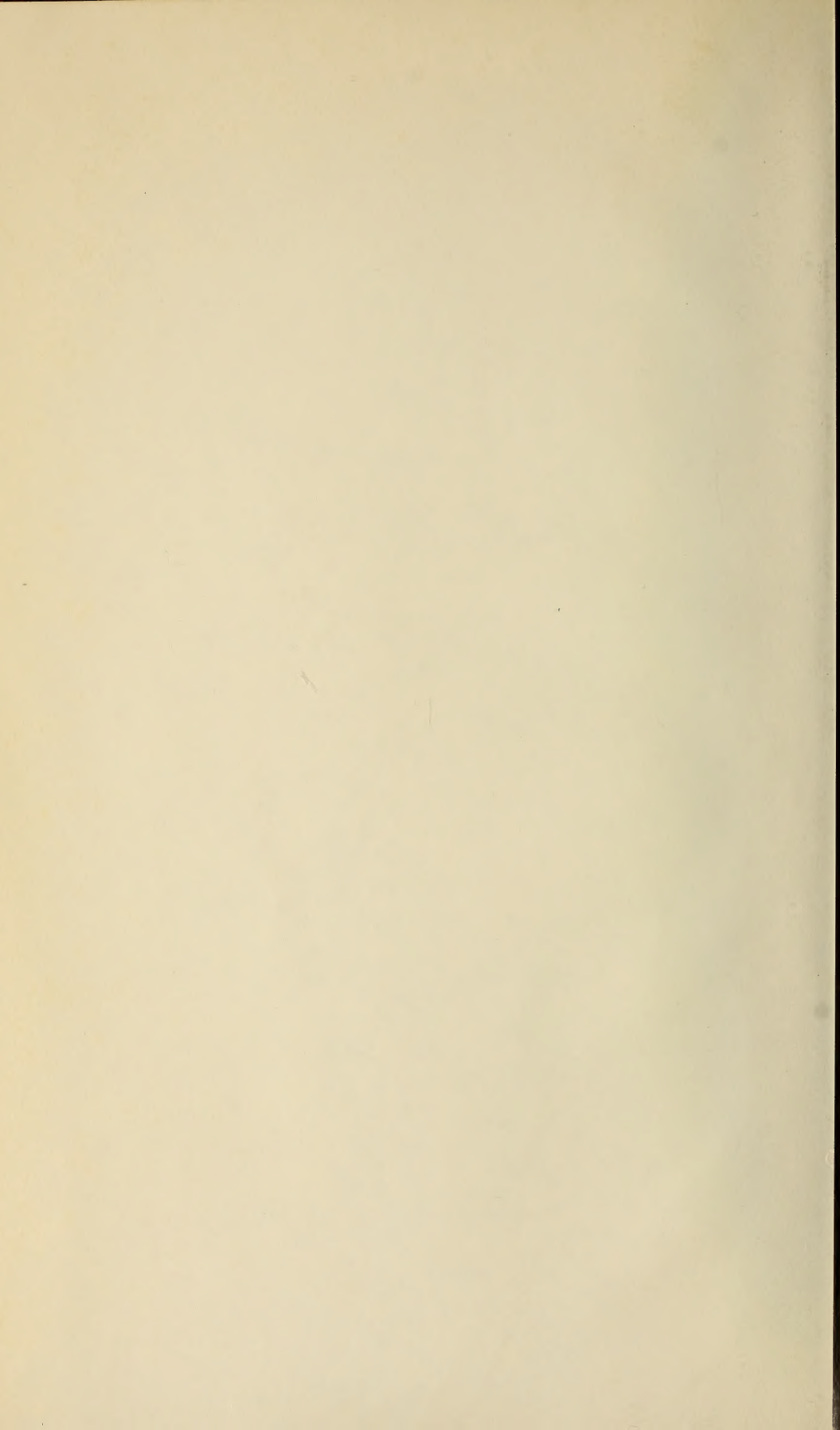




REVUE SUISSE

ZOOLOGIE





REVUE SUISSE  
DE  
ZOOLOGIE





1  
R 454  
t. 72  
SI  
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

TOME 72

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1965





# TABLE DES MATIÈRES

Tome 72 — 1965

## Fascicule 1

N <sup>os</sup>	Pages
1. ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures . . . . .	1-34
2. DALQ, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches . . . . .	35-58
3. GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICHERAL, J.-Cl. LA- CROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nu- cléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
4. GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillae</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
5. LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigénèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
6. MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figu- res dans le texte . . . . .	119-144
7. MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
8. PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au con- traste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
9. PONSE, K. Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figu- res en 3 planches . . . . .	171-186



N <sup>os</sup>		Pages
10.	PORTMANN, Adolf und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nöhreien bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ). Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	187-204
11.	SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
12.	WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
13.	ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262

### Fascicule 2

14.	DURRER, Heinz. Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus ( <i>Pavo cristatus</i> L.). Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln . . . . .	263-412
15.	DUBOIS, Georges. Note sur les <i>Cyclocoelidae</i> Kossack, 1911 ( <i>Trematoda</i> ). Avec 5 figures dans le texte . .	413-428
16.	BASSAND, Denis. Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (= <i>Z. diniana</i> ord.) ( <i>Lepidoptera: Tortricidae</i> ). Avec 63 figures dans le texte . . . .	429-542
17.	FIORONI, Pio. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen <i>Nassa</i> -Arten	543-568

### Fascicule 3

18.	SENGEL, P. Le développement de la peau et des phanères chez l'embryon de Poulet (Résumé) . . . .	569-577
19.	AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, A. ELBL et H. HOOGSTRAAL. A propos des Tiques de Suisse ( <i>Arachnoidea, Acarina, Ixodoidea</i> ) . . . . .	577-583
20.	BINDER, E. Structure de l'organe sexuel frontal des <i>Gymnarion</i> des Monts Nimba. Avec 10 figures dans le texte . . . . .	584-593
21.	FREYVOGEL, T. A. Der « Speiakt » von <i>Naja nigricollis</i> (Speikobra) . . . . .	593-594

Nos	Pages
22. KÄLIN, J. Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	594-603
23. KRAPP, F. Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von <i>Spalax leucodon</i> (Nordmann, 1840) ( <i>Rodentia, Mammalia</i> ) . . . . .	604-609
24. LAMPEL, G. Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels ( <i>Homoptera, Aphidoidea</i> ). Mit 1 Textabbildung . . . . .	609-618
25. LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD. Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe <i>Leucophaea maderae</i> (F.). Avec 1 figure dans le texte . . . . .	618-623
26. MERMOD, C. Fluctuations d'une population de Mulots en 1964. Avec 2 figures dans le texte . . . . .	624-629
27. MEYER, D. und P. TARDENT. Über das Verhalten von <i>Spirostomum intermedium</i> ( <i>Spirotricha</i> ) in Kultur. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	629-635
28. MEYLAN, A. Répartition géographique des races chromosomiques de <i>Sorex araneus</i> L. en Europe ( <i>Mamm.-Insectivora</i> ). Avec 6 figures dans le texte . . . . .	636-646
29. MÜLLER, F. Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den <i>Crocodylia</i> . Mit einer Textabbildung . . . . .	647-652
30. ORTOLANI, G. et F. VANDERHAEGHE. L'activation de l'œuf de <i>Xenopus laevis laevis</i> . . . . .	652-658
31. PORTMANN, A. Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren . . . . .	658-666
32. REIFF, M. Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	666-674
33. REYNAUD, J. et V. UEHLINGER. Une mutation létale récessive « yr » (yolky rectum) chez <i>Xenopus laevis</i> Daudin. Avec 4 figures dans le texte . . . . .	675-680
34. UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tailtip) chez <i>Xenopus laevis</i> D. . . . .	680-685
35. WILDERMUTH, H. und E. HADORN. Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalseibe von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen . . . . .	686-694

## Fascicule 4

36. HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. Les <i>Muridae</i> de basse Côte-d'Ivoire. Avec 40 figures dans le texte . . . . .	695-753
---	---------



N <sup>os</sup>		Pages
37.	AELLEN, V. Les Rongeurs de basse Côte-d'Ivoire ( <i>Hystricomorpha et Gliridae</i> ). Avec 4 figures dans le texte . . . . .	755-767
38.	PIAGET, J. Note sur des <i>Limnaea stagnalis</i> L. var. <i>lacustris</i> Stud. élevées dans une mare du plateau vaudois. Avec 1 diagramme dans le texte . . . . .	769-787
39.	EIGENMANN, R. Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von <i>Antheraea Pernyi</i> Guer. ( <i>Lepidoptera</i> ). Mit 28 Textabbildungen . . . . .	789-840
40.	BLACKLER, A. W., M. FISCHBERG and D. R. NEWTH. Hybridization of two subspecies of <i>Xenopus laevis</i> (Daudin). With 12 figures in the text . . . . .	841-857
41.	BLOCH, S. Versuche über den Einfluss intermittierender Belichtung auf die Genitalfunktion der Maus. Mit 2 Textabbildungen . . . . .	859-864
42.	MISLIN, H. Zur Theorie der Reversion des Herzschlags bei den Tunikaten ( <i>Ciona intestinalis</i> L.) . . . . .	865-873
43.	HOFFMANN, R. L. A new genus of platyrhacid millipeds from the Lesser Sunda Islands, Indonesia. With 5 text-figures . . . . .	875-883
44.	SCHENCK, D. A. VON. Die Kormentektonik der Plumulariiden ( <i>Coelenterata, Hydrozoa</i> ). Mit 35 Textabbildungen, und 5 Tafeln, wovon 1 dreifarbiges ausser Text . . . . .	885-1021

# INDEX DES AUTEURS

PAR

## ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
AELLEN, V. Les Rongeurs de basse Côte-d'Ivoire ( <i>Hystricomorpha et Gliridae</i> ). Avec 4 figures dans le texte . . .	755-767
AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, A. ELBL et H. GOOGSTRAAL. A propos des Tiques de Suisse ( <i>Arachnoidea, Acarina, Ixodoidea</i> ) . . . . .	577-583
ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures .	1-34
BASSAND, Denis. Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (= <i>Z. diniana</i> ord.) ( <i>Lepidoptera: Tortricidae</i> ). Avec 63 figures dans le texte . . . . .	429-542
BINDER, E. Structure de l'organe sexuel frontal des <i>Gymnasion</i> des Monts Nimba. Avec 10 figures dans le texte) .	584-593
BLACKLER, A. W., M. FISCHBERG and D. R. NEWTH. Hybridization of two subspecies of <i>Xenopus laevis</i> . With 12 figures in the text . . . . .	841-857
BLOCH, Suzanne. Versuche über den Einfluss intermittierender Belichtung auf die Genitalfunktion der Maus. Mit 2 Textabbildungen . . . . .	859-864
DALQ, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches .	35-58
DUBOIS, Georges. Note sur les <i>Cyclocoelidae</i> Kossack, 1911 ( <i>Trematoda</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	413-428
DURRER, Heinz. Bau und Bildung der Auffeder des Pfaus ( <i>Pavo cristatus</i> L.). Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln .	263-412
EIGENMANN, Rainer. Untersuchungen über die Entwicklung der Dorsolongitudinalen Flugmuskeln von <i>Antheraea Pernyi</i> Guer. ( <i>Lepidoptera</i> ). Mit 28 Textabbildungen .	789-840

	Pages
FIORONI, Pio. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen <i>Nassa</i> -Arten .	543-568
FREYVOGEL, T. A. Der «Speiakt» von <i>Naja nigricollis</i> (Speikobra) . . . . .	593-594
GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICHERAL, J.-Cl. LACROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillae</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. Les <i>Muridae</i> de basse Côte-d'Ivoire. Avec 40 figures dans le texte . . . . .	695-753
HOFFMAN, Richard L. A new genus of platyrhacid millipeds from the Lesser Sunda Islands, Indonesia. With 5 text-figures . . . . .	875-883
KÄLIN, J. Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen . . . . .	594-603
KRAPP, F. Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von <i>Spalax leucodon</i> (Nordmann, 1840) ( <i>Rodentia</i> , <i>Mammalia</i> ) . . . . .	604-609
LAMPEL, G. Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels ( <i>Homoptera</i> , <i>Aphidoidea</i> ). Mit 1 Textabbildung . . . . .	609-618
LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigenèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD. Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe <i>Leucophaea maderae</i> (F.). Avec 1 figure dans le texte .	618-623
MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figures dans le texte . . . . .	119-144
MERMOD, C. Fluctuations d'une population de Mulots en 1964. Avec 2 figures dans le texte . . . . .	624-629
MEYER, D. und P. TARDENT. Über das Verhalten von <i>Spirostomum intermedium</i> ( <i>Spirotricha</i> ) in Kultur. Mit 3 Textabbildungen . . . . .	629-635
MEYLAN, A. Répartition géographique des races chromosomiques de <i>Sorex araneus</i> L. en Europe ( <i>Mamm.-Insectivora</i> ). Avec 6 figures dans le texte . . . . .	636-646



MISLIN, H. Zur Theorie der Reversion des Herzschlags bei den Tunikaten ( <i>Ciona intestinalis</i> L.) . . . . .	865-873
MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
MÜLLER, F. Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den <i>Crocodylia</i> . Mit einer Textabbildung . . . . .	647-652
ORTOLANI, G. et F. VANDERHAEGHE. L'activation de l'œuf de <i>Xenopus laevis laevis</i> . . . . .	652-658
PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au contraste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
PIAGET, Jean. Note sur des <i>Limnaea stagnalis</i> L. var. <i>lacustris</i> Stud. élevées dans une mare du plateau vaudois. Avec 1 diagramme dans le texte . . . . .	769-787
PONSE, K. Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figures en 8 planches . . . . .	171-186
PORTMANN, A. Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren . . . . .	658-666
— und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ). Mit 13 Abbildungen im Text. . . . .	187-204
REIFF, M. Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten. Mit 4 Textabbildungen . . . . .	666-674
REYNAUD, J. et V. UEHLINGER. Une mutation létale récessive « yr » (yolky rectum) chez <i>Xenopus laevis</i> Daudin. Avec 4 figures dans le texte . . . . .	675-680
SCHENCK, Dietr. Adrian von. Die Kormentektonik der Plumulariiden ( <i>Coelenterata Hydrozoa</i> ). Mit 35 Textabbildungen und 5 Tafeln, wovon 1 dreifarbige ausser Text . . . . .	885-1021
SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
SENGEL, P. Le développement de la peau et des phanères chez l'embryon de Poulet (Résumé) . . . . .	569-577
UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tailtip) chez <i>Xenopus laevis</i> D. . . . .	680-685
WILDERMUTH, H. und E. HADORN. Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalseibe von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen . . . . .	686-694

	Pages
WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262

147  
Tome 72

Fascicule 1 (Nos 1-13)

Avril 1965

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés



GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1965



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 72. En cours de publication.

	Pages
N° 1. ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures . . . . .	1-34
N° 2. DALQ, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches . . . . .	35-58
N° 3. GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICHERAL, J.-Cl. LACROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
N° 4. GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillaie</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
N° 5. LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigénèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
N° 6. MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figures dans le texte . . . . .	119-144
N° 7. MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
N° 8. PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au contraste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
N° 9. PONSE, K. Carcinome virilissant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figures en 8 planches . . . . .	171-186
N° 10. PORTMANN, Adolf und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nahrungseiern bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ). Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	187-204
N° 11. SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
N° 12. WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
N° 13. ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75 —

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

# EMILE GUYÉNOT

1885-1963



1923



1936

---

Ce fascicule spécial a bénéficié d'une subvention  
de l'Etat et de la Ville de Genève



# Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy<sup>1</sup>

by

**C. Willet ASLING, Miriam E. SIMPSON,  
and H. M. EVANS**

Department of Anatomy, University of California, Berkeley

With 18 text figures

## INTRODUCTION

The anterior lobe of the hypophysis regulates skeletal development in rats both through the secretion of its growth (or "somatotropic") hormone and through its control of activity of the thyroid gland (SIMPSON, ASLING and EVANS, 1950). The main features of the interrelationships between growth hormone and thyroid hormone have been established by experiments in which young, actively growing rats were deprived of the pituitary gland, or of the thyroid gland, or of both, and received replacement therapy with growth hormone, or thyroid hormone, or both. Under such circumstances it has been demonstrated that

- (1) growth hormone can maintain or restore active skeletal growth (as judged by increase in bone length and diameter);

---

<sup>1</sup> Aided by grants from the U.S. Public Health Service (AM 00664) and the University of California Research Board.

- (2) thyroxine can maintain or restore skeletal maturation (as judged by appearance of secondary ossification centers and, later, by epiphyseal fusions and other synostoses);
- (3) thyroxine, given with growth hormone, augments the growth-promoting action of the latter;
- (4) the only circumstance under which thyroxine alone could promote vigorous and continued skeletal growth was when it was given to thyroidectomized animals, in whom the action is attributable to the secretion of endogenous growth hormone;
- (5) the skeletal growth-stimulating ability of the growth hormone is exerted not only by enhancement of endochondral osteogenesis, with the intermediation of chondrogenesis, but also directly on bone formation itself, as may be shown by the activation of periosteal and intramembranous osteogenesis.

The majority of the experiments supporting these conclusions have been cited by SIMPSON et al. (1950). To achieve the critical basic conditions of maximum retardation of skeletal growth and maturation, it was necessary to perform the endocrine ablations as early in life as possible, usually at ages varying from birth to four weeks. To achieve results detectable by gross examination it was sometimes necessary to give the hormones for approximately a month, usually terminating the experiment at two months of age.

In animals treated at older ages, and for longer periods of time, the most important findings have been that growth hormone can induce gigantism in both body weight and skeletal dimensions, whether in intact or hypophysectomized adults (EVANS et al., 1949) and that it can induce other skeletal changes corresponding to human acromegaly (ASLING et al., 1954). This possibility of inducing gigantism in adults depends chiefly on a special characteristic of the skeleton of rodents, "lapsed union", in which many epiphyseal ossification centers of the axial skeleton and long bones normally retain their cartilage plates until old age (DAWSON, 1925, 1929). In hypophysectomized rats, even more of such lapsed unions may be present, due to the maturation-retarding influence of this endocrine deprivation. The number and location of these additional lapsed unions depends on the age at which hypophysectomy was

performed. The degree of "proportionality" in the gigantism induced by growth hormone may thus vary between intact and hypophysectomized animals, being affected by the number of ossification centers available for stimulation. Also, under specified circumstances, chronic administration of growth hormone to adult rats may lead to arthropathies, overgrowth or exostoses at certain bony prominences, and ectopic ossification in tendons and periarthicular connective tissues, giving a condition corresponding to acromegaly in human beings.

There remain some unresolved fundamental problems in defining the interrelationships between growth hormone and thyroid hormone. In part these problems result from marked differences in the responsiveness of intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats to growth hormone. Furthermore, there are difficulties in evaluating the biological importance of potential contaminants in growth hormone extracts, even in minute amounts, when the hormone is given in large doses over a prolonged period of time. The fact that responsiveness to growth hormone is least in thyroidectomized rats suggests that the thyroidal augmentation of growth hormone, mentioned above, may have an importance not usually emphasized. In contrast, hypophysectomized rats are most responsive, but chronic experiments with such animals have not resolved the problem, perhaps due to a low level of thyroid activity (whether inherent or supported by minute contaminating traces of thyrotropic hormone in the growth hormone, undetectable in short-term assay tests). The unresolved problem is exemplified by the skeletal maturation which took place, although slowly, during chronic treatment of hypophysectomized rats with growth hormone. In them, epiphyseal unions occurred at sites in which such maturation was achieved in acute tests only by treatment with crystalline thyroxine (*e.g.*, ASLING *et al.*, 1949).

Although growth hormone treatment of thyroidectomized rats should answer these problems, this has not been possible in short-term treatment of young animals. A small amount of residual skeletal growth and maturation is observed in rats after thyroidectomy at an early age, which makes difficult the evaluation of the further effects obtained by growth hormone administration. It is desirable, therefore, that the definitive experiments be performed on adult thyroidectomized animals in which residual growth and maturation



is not a complication. The present study compares the effects of chronic injection of growth hormone, in high dosages, on the skeletal growth of adult intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats.

## EXPERIMENTAL PROCEDURES

Similar circumstances prevailed in the experimental conditions in the three basic groups of animals, intact, hypophysectomized, and thyroidectomized (and corresponding controls). All were female rats of the Long-Evans strain, and had reached the growth plateau in body weight when selected for the experiments. All were fed on an optimal diet of natural foodstuffs. All received highly purified pituitary growth hormone, homogeneous by physicochemical tests. The hormone was administered intraperitoneally, six times weekly, for eight months or more, in dosages adequate to maintain vigorous gain in body weight.<sup>1</sup>

In the groups of thyroidectomized rats, thyroid destruction was accomplished by administration of radioiodine ( $I^{131}$ , 750  $\mu$ c), a procedure chosen to give assurance that any aberrant thyroid tissue would also be destroyed (ASLING et al., 1957). After a period of twelve weeks to allow for radioactive decay and elimination of any remaining  $I^{131}$ , each animal received a further, tracer dose of  $I^{131}$ , and the neck region was scanned by a scintillation crystal probe. Any animal which showed iodine concentration above the non-specific background observed over muscle was rejected on the presumption that active thyroid remnants persisted. On this basis, approximately half of the original group was rejected. A repetition of the  $I^{131}$  tracer injection was made at the termination of the experiment. The neck region was then dissected, and the

---

<sup>1</sup> The growth hormone administered to the intact and hypophysectomized rats in these experiments was prepared by C. H. LI, according to the method described (LI et al., 1945). That administered to the thyroidectomized rats was prepared by Stanley ELLIS, according to the method described (ELLIS et al., 1954). The authors acknowledge gratefully the generous amounts of highly purified hormone which have been used.

Since the intact and hypophysectomized rats have been the subject of reports on tumors induced by growth hormone, details of their experimental conditions have already been described (MOON et al., 1950, 1951). In addition, these animals provided the basis for a report on experimentally induced acromegalic osteoarthropathies (ASLING et al., 1954).

TABLE 4.  
*Experimental Conditions for the Chronic Injection of Growth Hormone in Adult Female Rats.*

Group	No. of Rats	Age (Weeks)		Termination	Growth Hormone		Body Weight Gain gms total	Body Length mm
Intact Controls	11	—	—	103	—	—	51	414
Intact + Growth Hormone	7	—	34	103	69	0.4-3.0	277	454
Hypophysectomized Controls	12	28	—	86	—	—	-2	373
Hypophysectomized + Growth Hormone	8	28	30	86	56	0.05-2.5	255	452
Normal Controls	11	—	—	81	—	—	49	413
Thyroidectomized Controls	12	33	—	81	—	—	37	391
Thyroidectomized + Growth Hormone	12	33	45	81	36	0.5-5.0	197	410

negligible uptake of iodine by paratracheal tissue was confirmed (Addendum, Table I).

The experimental conditions in the three groups of treated rats are summarized in Table 1.

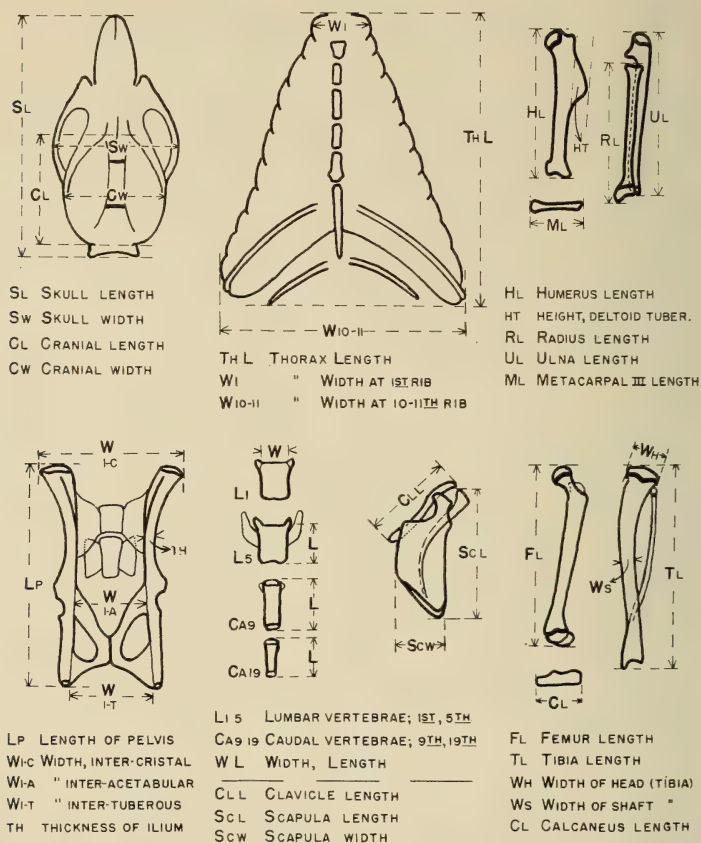


FIG. 1.

Diagrams illustrating landmarks used in making skeletal measurements on roentgenograms. Heavy bars in epiphyses of long bones indicate sites of epiphyseal plates persisting in adults; similar synchondroses are shown in skull base, ilium, ischium, and caudal vertebrae.

In one of the groups (thyroidectomized rats treated with growth hormone) after 36 weeks of injections, half of the animals (and of their controls) were sacrificed for gross and histological examination. The remaining half were maintained on the same dose of

growth hormone, but for four more weeks they received thyroxine injections also ( $5 \mu\text{g/day}$ ).

At the time of autopsy of all animals, whole-body roentgenograms were made on fine-grain film, using a target-to-film distance of one meter to avoid distortion due to projection. Selected bones were fixed for histological study of osteogenesis.

Measurement of lengths and other dimensions of individual bones or of complexes of bones, were made from the roentgenograms. The dimensions selected for measurement include representatives of both axial and appendicular skeleton, and are shown in the diagrams in figure 1. Among them are (a) bones which retain one or two epiphyseal cartilage plates and whose increase in length would result from endochondral osteogenesis (*e.g.*, length of ulna, tibia, pelvis), (b) bones which increase in length by endochondral osteogenesis but in which epiphyseal fusion was complete before the onset of the experiment (*e.g.*, metacarpal, calcaneus), (c) bony dimensions which would increase only by periosteal osteogenesis (*e.g.*, width of tibial shaft, height of deltoid tuberosity), and (d) bones or groups of bones which increase in size by a combination of endochondral and periosteal or intramembranous osteogenesis (*e.g.*, the skull). The measurements were made under  $7.5 \times$  magnification, with vernier calipers reading to 0.1 mm, with an error of measurement lying between one and two parts per hundred. The majority of measurements on roentgenograms indicate the extent of growth dependably, but they agree with the actual length of the bone only if there has been no foreshortening of the image by angulation. In the tibia, for example, the mean length of the roentgenographic image in 22 normal rats in this experiment was  $40.5 \pm 0.16$  mm, and of the dissected bone,  $40.3 \pm 0.17$  mm. In bones like the humerus and femur, moderate foreshortening of the image occurs by angulation but discrepancies from actual length are relatively constant. In bones such as the scapula, minor differences in the animal's position may result in major changes in bony angulation and image foreshortening, and therefore only the extremes of response may be judged.

## RESULTS

### *Body Weight Gain*

The growth in body weight, which was summarized in table 1, is shown in detail in figures 2 to 4. Normal controls (figure 2, figure 4) made the slight weight gains usually seen in plateaued female rats; the hypophysectomized and thyroidectomized controls (figure 3, figure 4) lost weight after the operation but subsequently regained or even slightly surpassed the initial level.



All growth hormone injected rats showed essentially similar and substantial gains in body weight, the groups doubling their initial weight as shown by figures 2 to 4. Late in the prolonged experimental period increasing difficulty was experienced in maintaining the hypophysectomized rats, and the average weight of the group

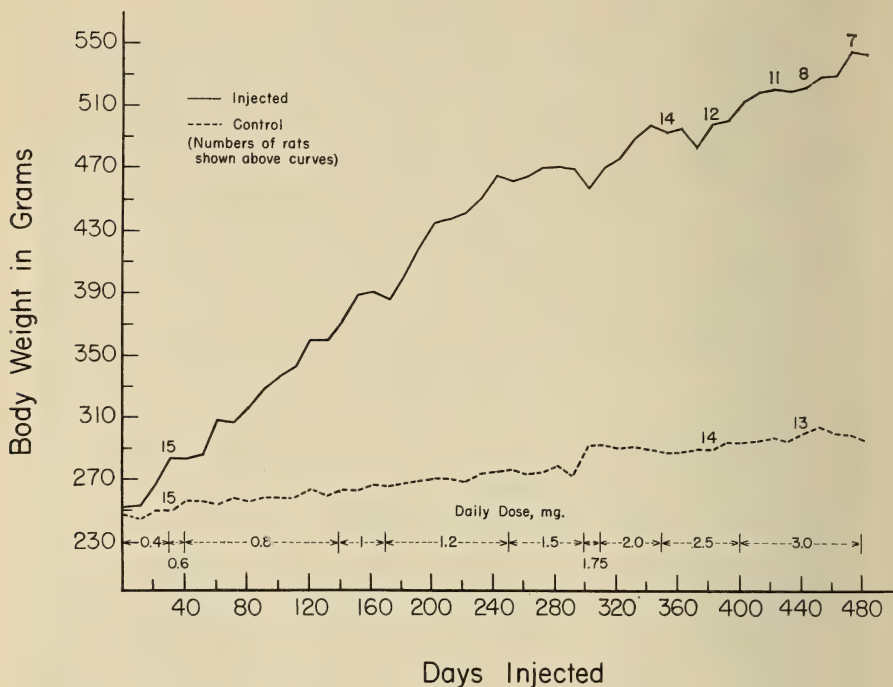


FIG. 2.

Body weight of intact adult female rats, injected for 485 days with pituitary growth hormone (from Moon et al., 1950).

declined; the weight gain given for the group in Table 1 is for the preceding 43-week period of active weight gain. The thyroidectomized rats receiving growth hormone continued to gain weight throughout at the maximum rate. In spite of the addition of thyroxine at the end of the experiment to part of the group, the change in rate was not statistically significant ( $29 \pm 4.2$  grams during the 28-day period of treatment with growth hormone and thyroxine, versus  $22 \pm 8.6$  grams for the same animals during the preceding 28 days with growth hormone alone).

### Weights of Viscera

The weights of representative endocrine and non-endocrine organs in the growth-hormone-treated intact and hypophysectomized rats have been reported previously (EVANS et al., 1948;

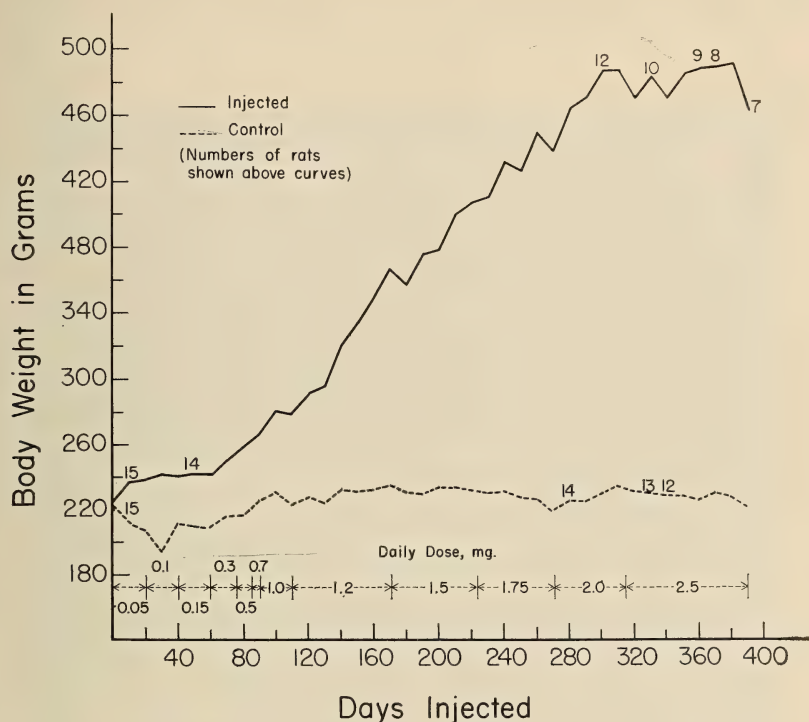


FIG. 3.

Body weight of hypophysectomized adult female rats, injected for 392 days with pituitary growth hormone (from MOON et al., 1951).

MOON et al., 1951). Such measurements were also made on the growth-hormone-treated thyroidectomized rats. These data are presented in the Addendum (Table I).

### Body Length.

The body length increase of intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats, under influence of growth hormone, differed markedly (Table 1). The intact treated rats were 10% longer than

normal, corresponding closely to results previously reported (EVANS et al., 1948). The lengths of the hypophysectomized treated rats do not represent their actual growth. The majority of these animals showed arthropathies which, in the vertebral column resulted in kyphosis and prevented straightening the animal, even under anesthesia, to allow correct measurement of the length achieved.

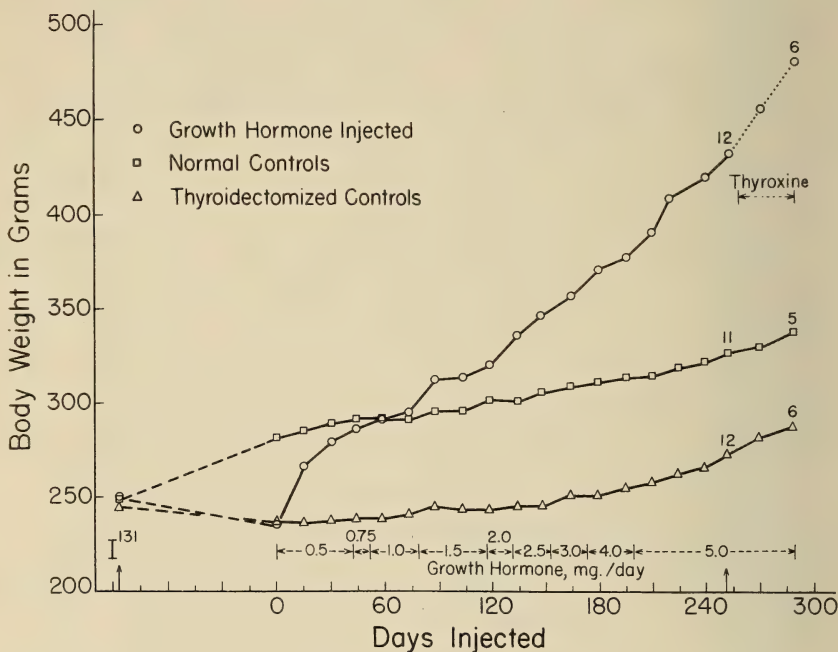


FIG. 4.

Body weight of thyroidectomized adult female rats, injected with pituitary growth hormone. After 251 days part of the rats in each group were sacrificed; the remainder continued to receive growth hormone with thyroxine supplement (5  $\mu$ g/day) for 28 days.

On the basis of tail length, which could be measured accurately, these animals were 7% longer than intact growth-hormone-treated rats, and thus showed the most marked growth of any of the groups. As will be seen, this impression was confirmed by measurements of individual bones.

The thyroidectomized rats injected with growth hormone showed a paradoxical growth response. In spite of doubling of body

weight, their growth in length scarcely exceeded that of thyroidectomized controls, and did not surpass normal adults. This lack of correspondence between weight and length is shown clearly in photographs of representative animals. In figure 5, while the thyroidectomized treated rat on the right shows a greater mass than the normal control on the left, body lengths are the same.



FIG. 5.

Photographs of representative rats from the groups whose body weights are shown in figure 4. On left; normal control; in center, thyroidectomized control; on right, thyroidectomized rat treated with growth hormone. The scale is numbered in centimeters.

The greater mass is not due to accumulation of adipose tissue, as is demonstrated by measurements of specific gravity and muscle nitrogen content (Addendum, Table I). The specific gravity of normal rats (1.03, as determined by water displacement of the intact carcass) was unaltered by thyroidectomy or by growth-



hormone treatment. Adult female rats of weight and length comparable to those treated with growth-hormone, in whom the excess weight represented obesity due to hypothalamic injury, had a specific gravity of 0.98 (VAN DYKE et al., 1957). In the gastrocnemius muscle (whose weight remained proportionate to body weight) the nitrogen content was only slightly lessened in thyroidectomized rats, with or without growth-hormone treatment. With the addition of thyroxine, muscle nitrogen content was normal.

### *Dimensions of Bones.*

Measurements of individual bony dimensions (figure 1) also showed marked difference in the skeletal response to growth hormone in the three groups of animals. The complete protocol of these measurements is given in the Appendix, which provides the means and standard errors (Table A), the percent of increase over the appropriate control value (Table B), and the percent of increase above normal adult dimensions effected by growth hormone (Table C). From this comprehensive set of tables, representative bony dimensions have been selected for presentation here, in order to demonstrate more clearly the differences in response and the factors which affect them (Tables 2 and 3). In table 2, the actual dimensions are shown, while table 3 presents the skeletal growth in terms of gigantism (percent increase above normal). Furthermore, the various bony dimensions are classified (Table 3) according to whether their increase is effected by endochondral or periosteal osteogenesis. The endochondral group is further subdivided according to the presence or absence of epiphyseal cartilage plates at the beginning of the experiment (figure 1).

The following conclusions may be drawn from both actual and percentage increases in bony dimensions.

1. Thyroidectomized rats showed a unique response to administration of the growth hormone. There was negligible increase in body and bone length (endochondral osteogenesis) even though substantial increases in bony widths (periosteal osteogenesis) occurred. As a result, they showed an extreme lack of uniformity in the increase of their various bony dimensions. When thyroxine was added these animals showed increase in body and bone length.

TABLE 2.  
*Skeletal Dimensions in Intact, Hypophysectomized, and Thyroidectomized Adult Female Rats,  
 Uninjected and Injected Chronically with Growth Hormone.*

Group	Length			Width or Thickness		
	Body mm	Tibia mm	Metacarpal mm	Humerus, Delt Tub. mm	1st Lumb. Vertebra mm	Tibia Shaft mm
Intact Controls	444	40.3	7.6	2.3	6.0	2.8
Intact + Growth Hormone	454	44.2	7.6	2.7	6.5	3.4
Hypophysectomized Controls	372	38.3	7.5	2.0	5.9	2.7
Hypophysectomized + Growth Hormone	452	47.1	7.7	3.3	7.6	3.7
Thyroidectomized Controls	391	39.1	7.4	2.2	5.8	2.7
Thyroidectomized + Growth Hormone	410	40.6	7.6	3.1	6.7	3.1
Thyroidectomized + Growth Hormone + Thyroxine Supplement	421	41.6	7.5	3.2	6.7	3.1

TABLE 3.  
*Percent Above Normal in Skeletal Dimensions of Growth Hormone Injected Intact, Hypophysectomized, and Thyroidectomized Adult Female Rats.*

Treatment	Length			Width or Thickness		
	Body	Tibia	Metacarpal	Humerus, Delt. Tub.	1st Lumb. Vertebra	Tibia Shaft
Intact + Growth Hormone	10	10	0	17	8	21
Hypophysectomized + Growth Hormone	9	17	0	44	27	32
Thyroidectomized + Growth Hormone	0	0	0	34	12	11
Thyroidectomized + Growth Hormone + Thyroxine Supplement	3	3	0	35	12	11
Hypophysectomized Controls	-10	-5	0	—	0	—
Thyroidectomized Controls	-5	-3	0	—	0	—
Mode of Growth	Epiphysis patent		Epiphysis fused	Periosteal Osteogenesis		
	Endochondral Osteogenesis					

2. In every bony dimension studied, the response to growth hormone was greatest in hypophysectomized rats. Intact animals showed somewhat lesser, but more nearly uniform increases.

3. In those bones in which epiphyseal union had occurred before the onset of the experiments (*e.g.*, metacarpals, calcaneus), growth hormone injections produced no bony elongation in any of the groups.

#### *Histological Studies: Endochondral Osteogenesis.*

The osteogenetic activity which led to these differences in dimensions was analyzed by histological studies of the proximal end of the tibia. Endochondral osteogenesis was examined in sagittal sections of the epiphysis (figures 6 to 12), and periosteal osteogenesis in cross sections of the shaft taken at the junction of the upper and middle thirds of the bone (figures 13 to 18).

The basic condition, that of normal controls at this advanced age, is illustrated in figure 6. The region of the proximal epiphyseal cartilage plate corresponded closely to that previously described for rats of this age and strain (BECKS *et al.*, 1945). On the epiphyseal side a virtually complete layer of bone sealed the cartilage plate from the epiphyseal marrow. On the diaphyseal side the plate was similarly sealed for the greater part of its length, as is generally characteristic for growth arrest in this region (ASLING and EVANS, 1956). A few slender strands of primary spongiosa, containing cores of cartilage matrix surrounded by a thin lamina of bone, extended into the marrow cavity and connected with sturdier bony trabeculae deeper in this cavity. Intermittently the sealing lamina of bone was interrupted, and a tuft of marrow was encroaching upon the cartilage plate. However, this slight erosion of the plate was balanced by some evidences of chondrogenesis, in the form of a few short columns or conical nests of proliferating flattened chondrocytes. Elsewhere the cartilage was composed of broad areas of noncellular matrix. In general, the histological appearance may be summarized as that of a cartilage plate at which endochondral ossification is proceeding at such an extremely slow rate that growth in bone length is negligible.

In both hypophysectomized and thyroidectomized rats, endochondral osteogenesis had completely ceased. The resulting histo-



logical appearance was identical in these two groups of animals (figures 8 and 10, respectively). The cartilage plate was entirely sealed from the diaphyseal marrow by a thin lamina of bone, and the marrow cavity itself was almost devoid of bone. In the cartilage plate there were somewhat greater numbers of conical clusters of flattened cells than were found in the intact controls. Elsewhere, the noncellular matrix was almost as abundant as seen in the normal controls. Toward the diaphyseal side of the plate, some chondrocytes were rounded rather than flattened, and lay in slightly enlarged lacunae; tiny osseous masses extended from the sealing lamina into spaces formerly occupied by the most distal row of such enlarged lacunae.

As a result of the administration of growth hormone to adult intact animals all essential characteristics of endochondral osteogenesis were in progress, even after so long a period of time (figure 7). The plate was slightly wider (table 4) and the number of columns and clusters of cartilage cells was increased. Toward the diaphysis, these cell groups often showed moderate hypertrophy and rounding of chondrocytes, and at the marrow junction their enlarged lacunae were undergoing erosion. Delicate short bony trabeculae were connected to the cartilage between every second or third cell cluster; deeper in the marrow cavity these bony elements were remodelled and reorganized into a sturdier secondary spongiosa.

The administration of growth hormone to adult hypophysectomized animals stimulated marked endochondral osteogenesis and widened the cartilage plate (figure 9, table 4). Many columns of flattened proliferating chondrocytes extended through the width of the plate, and terminated in a zone of hypertrophic rounded cells two to five cells deep. The enlarged lacunae of the latter were subject to active erosion by marrow tufts, and bony replacement and subsequent remodelling was similarly active. In fact, the appearance corresponded closely with that seen in young actively growing rats approximately 100 days of age (Becks et al., 1945). This growth activity, sustained in adults for a prolonged period, accounts for the fact that the gigantism achieved by hypophysectomized rats receiving growth hormone exceeded that found in any of the other treated groups.

When adult thyroidectomized rats received growth hormone the epiphyseal cartilage plate showed abnormalities not

previously encountered (figure 11). In spite of marked widening of this plate (table 4), and the presence of some long columns of chondrocytes, there were no evidences of effective endochondral osteogenesis. The greater part of the area of the plate was occupied by large islands of noncellular, degenerated matrix. Other areas showed degeneration of cells, empty lacunae, and changes in the matrix suggesting that still more islands of degeneration were being formed. A few tufts of marrow elements had encroached on the cell clusters and created the impression of irregular erosion. Rarely, one of the islands of degenerated cartilage had been bypassed by erosion (*e.g.*, at the far right of figure 11). However, in the main the diaphyseal aspect of the cartilage plate was sealed from the marrow by arches of bone whose bases continued into long pillars of old, reorganized trabeculae. The inactivity and grotesque distortion of cartilage structure seen in this plate accounted adequately for the failure of longitudinal growth of the bone by endochondral osteogenesis, which was described earlier on the basis of gross measurements.<sup>1</sup>

When thyroxine was added to the growth hormone therapy of adult thyroidectomized rats late in the experiment, reactivation of endochondral osteogenesis resulted (figure 12). The histological appearance, both of the cartilage plate and of the adjacent bony trabeculae, was almost identical with that seen with growth hormone treatment of the adult hypophysectomized rats (figure 9). The effectiveness of this activity in producing actual growth in bone length was demonstrated by the residue of degenerated islands of cartilage which now lay deeper in the diaphyseal marrow cavity. They remained unresorbed, became invested with bone, and formed a marker for the former site of the cartilage plate, before the period of thyroxine supplementation.

#### *Periosteal Osteogenesis.*

Enhancement of osteogenic activity *per se*, resulting from direct stimulation of osteoblasts (as distinguished from osteogenesis in

---

<sup>1</sup> It will be remembered that the growth hormone-treated thyroidectomized rats exceeded their controls in bone length very slightly, although not exceeding normal, and this scanty activity may be reflected in the irregular line of erosion of the plate. It is important to notice that growth hormone did exert some effect on this cartilage plate, even though that effect was abnormal and could not result in true endochondral osteogenesis and growth.

TABLE 4.  
*Histologic Measurements on the Tibias of Intact, Hypophysectomized,  
 and Thyroidectomized Adult Female Rats, Uninjected and Injected Chronically with Growth Hormone.*

Group	No. of Rats	Proximal Epiphyseal Cartilage Plate Width, micra	Cross Section of Shaft Bone Area, mm <sup>2</sup>
Intact Controls	22	136 $\pm$ 3.5	3.23 $\pm$ 0.06
Intact + Growth Hormone	8	153 $\pm$ 5.0	4.05 $\pm$ 0.11
Hypophysectomized Controls	9	152 $\pm$ 4.5	2.80 $\pm$ 0.12
Hypophysectomized + Growth Hormone	8	247 $\pm$ 13.6	4.90 $\pm$ 0.48
Thyroidectomized Controls	12	134 $\pm$ 3.9	2.90 $\pm$ 0.08
Thyroidectomized + Growth Hormone	6	240 $\pm$ 14.3	4.38 $\pm$ 0.33
Thyroidectomized + Growth Hormone + Thyroxine Supplement	6	193 $\pm$ 12.0	4.58 $\pm$ 0.27

which enhancement of endochondral activity is prerequisite) could be demonstrated by examination of periosteal osteogenesis in sections of the diaphysis of the tibia. All animals receiving growth hormone, whether they were intact, hypophysectomized, or thyroidectomized, showed this type of osteogenesis. Figures 13, 14, and 15 show sections from untreated adult intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats, respectively; their variation in structure was insignificant. The sections from corresponding treated animals are shown in figures 16, 17, and 18. All had grown, and the additional bony mass was demonstrable by planimetric measurement of the area of bone in these cross-sections (table 4). The incremental lines seen in each section from a treated animal show the outline of the bone before growth hormone treatment started, and show that they correspond closely to the untreated controls. It is noteworthy that the bone added under the influence of growth hormone was deposited unequally, *i.e.*, not in a circumferential "tree-ring" pattern. The greatest amount was on the medial (subcutaneous) surface of the tibia, extending around the medial border to the medial half of the posterior surface. The remaining surfaces showed little accretion, although the borders between these surfaces showed increased prominence. This regional pattern of apposition was seen, with minor variations, in all treatment groups, and indicated that regional selective factors were more important than differences in endocrine status in determining local response to growth hormone stimulus.

#### *Arthropathies.*

Inasmuch as reference has been made to the growth-hormone-induced bone and joint changes which have previously been reported for the intact and hypophysectomized rats described here (ASLING *et al.*, 1954), it should be mentioned that joint deformities and ossification in ligaments and tendons were negligible or absent in the thyroidectomized animals treated with growth hormone, although exostoses and bony thickening occurred.

### DISCUSSION

These experiments have reaffirmed observations that growth hormone can re-establish growth in adult female rats (intact or



hypophysectomized) in which a growth plateau had been reached. Body weight, body length, and the dimensions of individual bones all were increased above normal (gigantism). In thyroidectomized rats, however, although body weight (including muscle mass and visceral weight) showed a corresponding increase, the skeletal response did not follow the same pattern. Bone formation as such (including periosteal and endosteal osteogenesis) was stimulated, and the thickness of bones was increased, but endochondral "osteogenesis" was unresponsive, and the bones did not lengthen. Thus the growth hormone stimulated osteoblastic function in the absence of the pituitary or the thyroid gland, as well as in intact animals, but the chondrogenetic activity at epiphyseal plates which would lead to bony lengthening was unresponsive in the absence of the thyroid gland.

Scow (1959) has analyzed critically the growth response of thyroidectomized-hypophysectomized rats to growth hormone and/or thyroxine, giving special attention to the weights of the non-endocrine organ systems as well as to the protein anabolism which contributes to the mass of the skin, the muscles, the skeleton, and the chief viscera of the torso. He reported that although some of these phenomena are responsive to growth hormone alone, others require the support of thyroxine supplementation in order to show significant increase. He concluded that in some instances the amount of thyroid hormone required is very small, and repeated his earlier suggestion (Scow et al., 1949) that it may even be met by the slight residual activity of the thyroid gland in hypophysectomized rats.

The present experiment raises questions corresponding to those posed by Scow. In placing the growth mechanisms under the strain of overstimulation to the point of gigantism it has allowed further distinctions to be made concerning the hormonal requirements of the histogenetic mechanisms responsible for skeletal growth.<sup>1</sup> The failure of growth hormone to induce endochondral osteogenesis in the thyroidectomized rats, and the attending grotesque

---

<sup>1</sup> We wish to acknowledge that approximately ten years ago Scow, in a personal communication to one of the authors (H.M.E.), proposed that an effort be made to accelerate the growth of thyroidectomized rats beyond the normal rate, and predicted that in the absence of thyroid hormone growth hormone would be inadequate to achieve this acceleration. The present experiment, although differing in design from his proposal, was substantially inspired

alteration of the epiphyseal cartilage plate's histological structure (figure 11) indicate that the essential conditions for activation of the chondrogenetic phase of osteogenesis were not met until thyroxine supplementation was given (figure 12). In the intact rats which became gigantic under treatment with growth hormone a functioning thyroid gland was present. In the hypophysectomized rats of this experiment, which showed most marked response to growth hormone, a thyroid gland was also present, but its functional importance is not clear. On the one hand, it has long been held that the deprivation of thyrotropic hormone which follows hypophysectomy renders the thyroid gland functionally insignificant. On the other hand, there is gathering biochemical evidence, obtained by highly sensitive radio-chromatographic procedures, that hypophysectomized rats do synthesize and release thyroid hormone, even though slowly and at low levels (TAUROG et al., 1960). It has also been demonstrated that the skeletal response to thyroxine is one of the most sensitive of this hormone's actions, and that lower doses than were formerly thought significant may stimulate appreciable activity. For example, 0.25  $\mu\text{g}/\text{day}$  of l-thyroxine were found adequate to maintain a near-normal rate of all phases of skeletal morphogenesis in completely thyroidectomized rats for a period of three months (ASLING and EVANS, 1963). The same dosage served so to sensitize hypophysectomized rats to the effects of growth hormone that the sensitivity of the tibial cartilage assay procedure was increased several-fold (GESCHWIND and LI, 1955). The lower limits of the thyroxine dose-sensitivity of the skeleton have not been established and especially the lower limit of this hormone's capacity to augment the action of growth hormone.

Although this experiment does not exclude the possibility of thyrotropic hormonal contaminant in the growth hormone administered to the hypophysectomized rats, other studies have shown that this is insignificant in chronic experiments. EVANS et al. (1958) demonstrated that a sustained action of growth hormone in hypophysectomized rats (in their study, calorigenesis) could not

---

by his suggestion. It verifies his prediction from the standpoint of endochondral osteogenesis and growth in body length, although yielding other conclusions from the standpoint of osteoblastic activity *per se* (e.g., periosteal osteogenesis) and growth in body weight.

be attributed to contaminating thyrotropic hormone, for the thyroids of the treated animals became refractory to thyrotropic hormone (as judged by both functional and histological tests) and regressed to hypophysectomized control levels within 50 days of treatment. (Active endochondral osteogenesis was still demonstrable in hypophysectomized rats in the present experiment after 392 days of growth hormone injections.) In acute experiments in which growth hormone was intentionally contaminated with thyrotropic hormone, Geschwind and Li (1955) showed that the level of thyrotropic hormone must be extremely high to produce significant augmentation. However, even the question of contamination does not invalidate the conclusion that the essential condition which allowed growth hormone to stimulate vigorous endochondral osteogenesis was the presence of the thyroid gland or (in thyroidectomized rats) replacement therapy with its hormone.

In considering differential effects on cellular mechanisms of bone growth, it has long been known that the deeper layers of periosteum contain cells of osteogenic potentiality. In fractures, their role in the formation of callus and bone is well established (McLEAN and URIST, 1961). SIMPSON et al. (1953) have shown their responsiveness to growth hormone in regeneration of the calvarium. The present studies indicate that this hormone is the adequate endocrine stimulus for their activation. However, in activation of the epiphyseal cartilage plate, the significance of the equivalent cells (*i.e.*, those of chondrogenic potentiality) has received inadequate attention until recently. It has been customary to direct the most attention to the long columns of flattened proliferating chondrocytes which are so conspicuous in the epiphyseal cartilage plate of actively growing animals, whether the growth be that characteristic for youth or that induced by growth hormone in hypophysectomized animals. In fact, the tibia line assay procedure for growth hormone is based on the widening of the cartilage plate which results from proliferation and hypertrophy in these cell columns (EVANS et al., 1943; GREENSPAN et al., 1949). On the other hand, scanty notice has been given to the progenitors of these cells, which lie immediately next to the bone of the epiphysis, in a narrow "germinal zone", also known variably as the zone of reserve cartilage cells, the embryonic zone, the zone of undifferentiated cells, or, in very young animals, the anlage cartilage. Prolif-



feration among these cells is inconspicuous. However, their importance has recently been emphasized by the experiments of RIGAL (1962, 1964), using procedures more sensitive than conventional histological study. In that work, organ cultures were made of slices through the epiphyses of rabbits, tritiated thymidine being added to the culture medium. By examining autoradiographs of sections of these explants, proliferative potential was demonstrated in the germinal zone of the epiphyseal cartilage plate, and it was established that these cells were the progenitors of chondrocytes in the zone of flattened proliferating cells. When the explants were taken from growth hormone treated rabbits, the frequency of labelling in the germinal zone was increased five- to ten-fold, although labelling in the subjacent columns was only slightly increased.<sup>1</sup>

Although the sensitive procedures employed by Rigal were not used in the present study, clusters of chondrocytes in the germinal zone were more easily identified in sections from actively growing epiphyses (*e.g.*, figures 9 and 12) than in those from the other groups of animals. Procedures employing the thymidine- $H_3$  labelling technique are necessary to establish whether these cells depend on thyroid hormonal support of growth hormone for their activation.

## SUMMARY

Anterior hypophyseal growth hormone was administered in high dosages and for prolonged periods of time (eight months or longer) to adult intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats, and comparisons were made of their skeletal growth by roentgenographic and histologic procedures.

The most striking result was the unique response of the thyroidectomized rats to growth hormone. They were unable to exceed normal body length, although doubling of body weight took place, as in the other treated groups. Endochondral osteogenesis was at best only slightly enhanced over control levels, and even with

---

<sup>1</sup> In another phase of these studies, RIGAL showed that tibial epiphyseal explants taken from animals which had not been pre-treated with growth hormone did not respond to growth hormone which was added to their culture medium.



## APPENDIX

TABLE A.

*Measurements of the Skeleton of Intact, Hypophysectomized and Thyroidectomized Adult Female Rats, Uninjected and Injected Chronically with Growth Hormone.*

Number of Rats	Normal		Hypophysectomized		Thyroidectomized		Injected, Thyroxine Supplement 6 mm
	Uninjected 22 mm	Injected 8 mm	Uninjected 9 mm	Injected 8 mm	Uninjected 12 mm	Injected 6 mm	
AXIAL SKELETON							
Body Length							
Total	414 ± 1.57	454 ± 4.7	373 ± 3.6	452 ± 12.7	391 ± 2.78	440 ± 3.66	421 ± 3.83
Nose-Anus	224 ± 1.13	250 ± 2.8	199 ± 2.4	233 ± 5.6	210 ± 2.03	221 ± 1.01	234 ± 2.02
Anus-Tail Tip	189 ± 1.38	204 ± 2.3	173 ± 1.8	218 ± 9.1	182 ± 1.88	189 ± 4.06	187 ± 2.37
Skull							
Length	47.2 ± 0.25	50.6 ± 0.40	42.8 ± 0.66 <sup>1</sup>	49.0 ± 1.03	45.6 ± 0.25	46.3 ± 0.42	47.9 ± 0.40
Width	23.4 ± 0.15	27.0 ± 0.24	22.1 ± 0.21 <sup>1</sup>	26.7 ± 0.50	23.0 ± 0.21	25.5 ± 0.56	26.9 ± 0.35
Cranium							
Length	21.4 ± 0.11	23.6 ± 0.33	21.3 ± 0.24 <sup>1</sup>	25.2 ± 0.41	20.9 ± 0.16	21.0 ± 0.37	22.3 ± 0.16
Width	15.6 ± 0.13	16.8 ± 0.24	15.5 ± 0.28 <sup>1</sup>	18.8 ± 0.52	15.5 ± 0.09	17.6 ± 0.37	17.3 ± 0.36
Thorax							
Length	56.4 ± 0.44	65.4 ± 0.63	57.6 ± 0.76	69.5 ± 3.19	52.2 ± 0.86	57.1 ± 0.67	59.3 ± 0.76
Width (level of 1st rib)	13.2 ± 0.09	14.6 ± 0.20	12.7 ± 0.20	15.9 ± 0.48	13.2 ± 0.25	14.3 ± 0.25 <sup>1</sup>	14.4 ± 0.16
Width (level of 10th-11th rib)	53.5 ± 0.68	64.1 ± 1.27	3	3	51.0 ± 0.96	56.3 ± 1.02 <sup>1</sup>	58.5 ± 1.78
Vertebrae							
Length, 5th Lumbar	7.7 ± 0.08	9.0 ± 0.15	7.2 ± 0.18	8.9 ± 0.50	7.2 ± 0.07	7.5 ± 0.11	8.0 ± 0.05
Length, 9th caudal	9.8 ± 0.05	11.1 ± 0.13	9.3 ± 0.09	11.9 ± 0.36	9.4 ± 0.09	10.1 ± 0.33	10.0 ± 0.13
Length, 19th caudal	6.8 ± 0.06	7.7 ± 0.12	6.5 ± 0.09	7.9 ± 0.24	6.8 ± 0.08	6.9 ± 0.13	7.0 ± 0.11
Width, 1st Lumbar	6.0 ± 0.05	6.5 ± 0.16	5.9 ± 0.05	7.6 ± 0.27	5.8 ± 0.10	6.7 ± 0.12	6.7 ± 0.06

APPENDICULAR  
SKELETON

APPENDICULAR SKELETON							
Pectoral girdle	24.2 ± 0.19	27.2 ± 0.67	25.8 ± 0.97	32.8 ± 0.94	24.4 ± 0.27	24.9 ± 0.62 <sup>1</sup>	25.9 ± 0.31
	9.7 ± 0.20	11.8 ± 0.31	9.0 ± 0.28	12.9 ± 0.57	9.1 ± 0.24	10.9 ± 0.44 <sup>1</sup>	10.8 ± 0.23
	15.7 ± 0.14	17.4 ± 0.75	13.0 ± 0.20	15.6 ± 0.92	14.8 ± 0.20	16.4 ± 0.39 <sup>1</sup>	16.7 ± 0.26
Fore-limb	29.0 ± 0.12	32.8 ± 0.44	26.2 ± 0.43	32.2 ± 0.79	27.1 ± 0.18	28.8 ± 0.29 <sup>1</sup>	30.1 ± 0.36
	2.3 ± 0.06	2.7 ± 0.12	2.0 ± 0.10	3.3 ± 0.21	2.2 ± 0.06	3.1 ± 0.13 <sup>1</sup>	3.2 ± 0.11
	25.8 ± 0.17	29.1 ± 0.40	24.2 ± 0.27	29.6 ± 0.70	25.0 ± 0.15	25.9 ± 0.24 <sup>1</sup>	26.9 ± 0.26
	32.8 ± 0.15	36.2 ± 0.20	31.1 ± 0.27	37.6 ± 0.88	31.8 ± 0.19	32.9 ± 0.20 <sup>1</sup>	33.5 ± 0.35
Metacarpal, length	7.6 ± 0.03	7.6 ± 0.08	7.5 ± 0.12	7.7 ± 0.05	7.4 ± 0.07	7.6 ± 0.15 <sup>1</sup>	7.5 ± 0.09
Pelvic girdle	42.9 ± 0.29	48.7 ± 0.33	40.6 ± 0.59	50.9 ± 1.73	41.0 ± 0.50	43.1 ± 0.44	44.4 ± 0.46
	27.5 ± 0.30	34.3 ± 0.97	23.6 ± 0.52 <sup>2</sup>	35.0 ± 3.50 <sup>2</sup>	26.0 ± 0.32	29.7 ± 0.91	32.6 ± 0.76
	13.6 ± 0.21	16.4 ± 0.40	11.8 ± 0.33 <sup>2</sup>	17.6 ± 1.49 <sup>2</sup>	12.9 ± 0.16	14.8 ± 0.25	15.9 ± 0.16
	14.9 ± 0.31	17.5 ± 0.56	13.6 ± 0.14 <sup>2</sup>	17.6 ± 0.82 <sup>2</sup>	14.6 ± 0.32	17.0 ± 0.22	17.5 ± 0.20
Thickness of bone, ilium	2.2 ± 0.04	2.7 ± 0.10	1.9 ± 0.01	3.1 ± 0.01	2.1 ± 0.03	2.7 ± 0.12	2.8 ± 0.08
Hind-limb	34.4 ± 0.18	38.6 ± 0.40	33.1 ± 0.51	42.5 ± 1.17	33.0 ± 0.32	34.9 ± 0.30	35.6 ± 0.45
	40.3 ± 0.17	44.2 ± 0.38	38.3 ± 0.39	47.1 ± 1.10	39.1 ± 0.33	40.6 ± 0.44	41.6 ± 0.53
	6.9 ± 0.04	7.6 ± 0.09	6.9 ± 0.13	8.0 ± 0.20	6.7 ± 0.08	7.1 ± 0.19	7.4 ± 0.11
	2.8 ± 0.03	3.4 ± 0.10	2.7 ± 0.08	3.7 ± 0.10	2.7 ± 0.04	3.1 ± 0.11	3.1 ± 0.06
Calcaneus, length	9.1 ± 0.06	9.1 ± 0.10	9.2 ± 0.11	9.2 ± 0.14	8.9 ± 0.08	9.3 ± 0.22	9.3 ± 0.27

<sup>1</sup> Mean based on 1 animal less than shown.<sup>2</sup> Mean based on 4 animals less than shown.<sup>3</sup> Not measurable with accuracy on roentgenograms.

massive doses of hormone they only maintained normal lengths of body and bones. However, vigorous growth by periosteal osteogenesis took place, and individual bones were much thicker than normal. When thyroxine supplementation was added the thyroidectomized animals resumed effective endochondral osteogenesis, with increased length of body and bones, and corresponding histological activity.

The skeletal response to growth hormone was greatest in hypophysectomized rats and least in thyroidectomized rats, the response of intact animals being intermediate. In those bones in which epiphyseal union has occurred before the onset of the experiments, growth hormone injections produced no bony elongation in any of the three groups of rats.

It is concluded that generalized bony overgrowth (skeletal gigantism) was not produced by growth hormone alone, but required the additional support of the thyroid hormone.

## APPENDIX

Tables A to C present detailed analyses of some dimensions of the skeleton in intact, hypophysectomized, and thyroidectomized rats, untreated and treated with growth hormone. Table A contains means and standard errors of actual measurements, the majority of which were made on roentgenograms; its arrangement and the dimensions measured correspond exactly to those reported in a previous study on proportionality (EVANS et al., 1949). In tables B and C, which give percentages of stunting following endocrine ablation and of increase induced by growth hormone, the bony dimensions are regrouped to show those which are primarily endochondral in their mode of growth, those which are more complex (usually both endochondral and periosteal), and finally those which are chiefly by periosteal osteogenesis. In these tables numerical values are given only when statistically significant. In the majority of instances these represent a "p" value equal to or less than 0.01, but in five cases this lay between 0.02 and 0.01 (length of 5th lumbar vertebra and of femur in hypophysectomized controls; interacetabular width of pelvis in thyroidectomized controls; width of the head of the tibia and thickness of its shaft in thyroidec-

TABLE C.

*Gigantism (Percent Above Normal) in Skeletal Dimensions of Growth Hormone Injected Intact, Hypophysectomized, and Thyroidectomized Adult Female Rats.*

Structure Measured	Intact + Growth Hormone	Hypophysect. + Growth Hormone	Thyroidect. + Growth Hormone	Thyroidect. + Growth Hormone + Thyroxine
Body length, nose to anus	12	+	0	4
Anus to tail-tip	8	15	0	0
Total	10	9	0	+
Cranium, length	10	18	—	4
Thorax, length	16	23	0	5
Vertebrae, length, 5th lumbar	17	+	0	4
9th caudal	13	21	0	0
19th caudal	13	16	0	0
Scapula, length	12	35	+	5
Humerus, length	13	11	0	4
Radius, length	13	15	0	4
Ulna, length	10	15	0	0
Metacarpal III, length	0	0	0	0
Pelvis, length	13	19	0	3
Femur, length	12	23	0	4
Tibia, length	10	17	0	3
Width of head	10	16	+	7
Calcaneus, length	0	0	0	0
Skull, length	7	+	0	0
Thorax, width at 1st rib	11	20	8	7
Width at 10-11th rib	20	×	+	9
Clavicle, length	+	0	0	6
Pelvis, width intercrystal	25	27	0	18
Interacetabular	21	29	9	17
Intertuberos	17	18	14	18
Skull, width	15	14	9	15
Cranium, width	8	20	13	10
Vertebra, width 1st lumbar	8	27	12	12
Scapula, width	22	34	12	11
Humerus, height of deltoid tuberosity	17	44	34	35
Pelvis, thickness of ilium	23	41	23	27
Tibia, thickness of shaft	24	32	11	11



TABLE B.

*Alterations of Skeletal Dimensions in Adult Female Rats with deficiency or excess of Growth Hormone*

Structure Measured	Stunting (% below Normal)		Increase with Growth Hormone (% above Control)		
	Hypophysect. Control	Thyroidect. Control	Hypophysect. + Growth Hormone	Thyroidect. + Growth Hormone	Thyroidect. + Growth Hormone + Thyroxine
Body length, nose to anus	-11	-6	17	5	12
Anus to tail-tip	-9	-4	26	+	+
Total	-10	-5	22	5	8
Cranium, length	0	0	18	0	7
Thorax, length	0	-7	23	9	14
Vertebrae, length, 5th lumbar	-7	-7	24	4	11
9th caudal	-5	-4	28	8	7
19th caudal	-4	0	22	0	0
Scapula, length	0	0	47	0	6
Humerus, length	-10	-7	23	6	11
Radius, length	-6	-3	22	4	8
Ulna, length	-6	-4	25	4	5
Metacarpal III, length	0	0	0	0	0
Pelvis, length	-5	-4	23	4	8
Femur, length	-4	-4	28	6	8
Tibia, length	-5	-3	23	4	6
Width of head	0	0	16	6	10
Calcaneus, length	0	0	0	0	0
Skull, length	-9	-3	14	0	5
Thorax, width at 1st rib	—	0	25	8	7
Width at 10-11th rib	×	—	×	10	15
Clavicle, length	-17	-6	19	11	13
Pelvis, width	-14	-5	25	14	26
intercrystal	-13	-5	49	15	23
Interacetabular	-9	0	30	16	20
Intertuberosus					
Skull, width	-5	0	21	11	17
Cranium, width	0	0	21	14	12
Vertebra, width 1st lumbar	0	0	29	16	16
Scapula, width	—	—	43	20	20
Humerus, height of deltoid tuberosity	—	0	65	41	46
Pelvis, thickness of ilium	-13	—	63	29	33
Tibia, thickness of shaft	—	—	37	15	15

tomized growth hormone-treated rats). Changes within the limit of error of comparison (less than 3%) are entered as "0". Changes greater than 3% but not achieving statistically significant levels (usually due to marked variability in response in the experimental group) are entered as "+" or "-", to indicate their direction. In the hypophysectomized animals, both untreated and growth-hormone treated, the greatest width of the thoracic cage could not be measured from x-rays, and an entry of "X" has been made.

### ADDENDUM

Earlier studies with intact and hypophysectomized rats (EVANS et al., 1948; MOON et al., 1951) showed that the principal non-endocrine organs responded to chronic high dosage with growth hormone by weight increases proportional to the gain in body weight. An exception existed in the lack of response of the brain and eyeball to growth hormone. The endocrine organs responded negligibly, indicating that contamination with other anterior pituitary hormones was insignificant. Table I gives the visceral weights for growth hormone treated thyroidectomized rats, and shows that the responses were like those previously observed.

Inasmuch as some previous studies (MOON et al., 1950, 1951; SIMPSON and EVANS, 1959) have dealt with the occurrence of tumors during chronic treatment with growth hormone, it should be said here that there were no evidences of growth hormone-induced neoplasia in thyroidectomized rats.

The ovaries of most of the thyroidectomized controls showed some activity (a few growing follicles and some corpora lutea). A variable portion of each ovary, sometimes almost all, had been converted into tubule-like structures as typical of ovaries following thyroidectomy (EVANS et al., 1939). The ovarian condition seen in thyroidectomized controls was not appreciably changed by growth hormone administration, with or without thyroxine, although some may have been in follicular development, as suggested by improvement in uterine weight and appearance. In some instances in treated thyroidectomized or normal controls, ovarian or uterine pathology necessitated eliminating organ weights from the mean weight in the group.

## ADDENDUM

TABLE I.

*Body and Visceral Weights of Thyroidectomized Rats Injected Chronically with Growth Hormone, and of their Normal and Thyroidectomized Controls.*

Experimental Group and Number	Normal Controls (11)		Thyroidectomized Controls (12)		Thyroidectomized + Growth Hormone (6)		Thyroidectomized + Growth Hormone and Thyroxine (6)	
	Weight	% Body Wt.	Weight	% Body Wt.	Weight	% Body Wt.	Weight	% Body Wt.
Body Weight, gm	333 ± 10.4	—	278 ± 10.0	—	426 ± 18.3	—	474 ± 19.6	—
Liver, gm	14.2 ± 1.87	4.2	10.0 ± 0.68	3.6	17.0 ± 0.84	4.0	20.0 ± 1.13	4.2
Spleen, gm	1.1 ± 0.08	0.3	0.5 ± 0.02	0.2	1.2 ± 0.13	0.3	1.4 ± 0.11	0.3
Kidneys (2), gm	2.7 ± 0.06	0.8	1.6 ± 0.05	0.6	2.6 ± 0.14	0.6	3.0 ± 0.09	0.6
Heart, gm	1.0 ± 0.04	0.3	0.7 ± 0.02	0.3	1.2 ± 0.11	0.3	1.3 ± 0.08	0.3
Lungs (2), gm	2.1 ± 0.10	0.6	1.9 ± 0.08	0.7	2.7 ± 0.21	0.6	2.6 ± 0.11	0.5
M. gastrocnemius, gm	4.5 ± 0.03	0.45	4.28 ± 0.07	0.45	1.9 ± 0.11	0.45	2.1 ± 0.13	0.45
Brain, gm	1.9 ± 0.04	0.6	1.74 ± 0.07	0.6	1.8 ± 0.43	0.4	2.0 ± 0.05	0.4
Eyeball (1), mgm	183 ± 3.7	0.0055	180 ± 1.1	0.0065	187 ± 2.6	0.0045	190 ± 5.7	0.0040
Adrenals (2), mgm	75 ± 4.1	—	34 ± 1.5	—	58 ± 5.4	—	78 ± 2.4	—
Thymus, mgm	98 ± 20.5	—	—	—	175 ± 24.2	—	109 ± 27.0	—
Ovaries (2), mgm	71 ± 6.1	—	54 ± 5.4	—	81 ± 13.9	—	117 ± 40.6	—
Uterus, mgm	1,498 ± 135.8	—	569 ± 57.8	—	1,170 ± 49.1	—	1,170 ± 49.1	—
Pituitary, mgm	16 ± 1.2	—	17 ± 0.9	—	19 ± 0.004	—	19 ± 0.004	—
Specific Gravity of Body, gm/cc	1.03 ± 0.01		1.03 ± 0.01		1.04 ± 0.01		1.03 ± 0.02	
Muscle Nitrogen, mgm/100 mgm	3.47 ± 0.05		3.20 ± 0.06		3.16 ± 0.06		3.39 ± 0.07	
I <sup>131</sup> Uptake in Parathyroid Region, % total dose	7.34 ± 1.00		0.013 ± 0.002		0.012 ± 0.003		0.008 ± 0.003	

The suprarenal cortex in thyroidectomized controls was narrow, the cell columns disorganized, and the lipid coarser and more irregularly distributed than normal. The narrowing of the cortex was due to a thinner zona fasciculata and reticularis. The zona glomerulosa was not widened. Following growth hormone treatment the suprarenals were larger than in controls.

Thymus weight is not given in Table I for the thyroidectomized controls. Tissue could be found in the thymic region in only four of the twelve animals; the dissectable mass varied from 3 to 172 mgm., the last being nearly all fat.

#### LITERATURE CITED

- ASLING, C. W., BECKS, H., SIMPSON, M. E. and EVANS, H. M. 1949. *The effect of thyroxin injections on growth and epiphyseal closure of the third metacarpal bone in hypophysectomized female rats*. Anat. Rec., 104: 255-260.
- DURBIN, P. W., PARROTT, M. W., JOHNSTON, M. E. and HAMILTON, J. G. 1957. *Evidence for function of aberrant thyroid tissue in thymus of rats*. Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., 94: 200-201.
- and EVANS, E. S. 1963. *Maintenance of skeletal growth and maturation in thyroidectomized rats by injection of iodide*. Endocrinol., 72: 283-291.
- and EVANS, H. M. 1956. *Anterior pituitary regulation of skeletal development*. Chapter 21 in *The Biochemistry and Physiology of Bone*, ed. by G. H. Bourne. Acad. Press, New York.
- SIMPSON, M. E., MOON, H. D., LI, C. H. and EVANS, H. M. 1954. *Growth hormone induced bone and joint changes in the adult rat*. Chapter 9 in *The Hypophyseal Growth Hormone, Nature and Actions*, ed. by R. W. Smith, Jr., O. H. Gæbler and C. N. H. Long. Blakiston Div. of McGraw-Hill, New York.
- BECKS, H., SIMPSON, M. E. and EVANS, H. M. 1945. *Ossification at the proximal tibial epiphysis in the rat. I. Changes in females with increasing age*. Anat. Rec., 92: 109-119.
- DAWSON, A. B. 1925. *The age order of epiphyseal union in the long bones of the albino rat*. Anat. Rec., 31: 1-17.
- 1929. *A histological study of the persisting cartilage plates in retarded or lapsed epiphyseal union in the albino rat*. Anat. Rec., 43: 109-129.



- ELLIS, S., NODA, G., SIMPSON, M. E. and EVANS, H. M. 1954. *Purity of growth hormone prepared by different methods*. J. Biol. Chem., 209: 779-787.
- EVANS, E. S., SIMPSON, M. E. and EVANS, H. M. 1958. *The role of growth hormone in calorigenesis and thyroid function*. Endocrinol., 63: 836-852.
- H. M., ASLING, C. W., SIMPSON, M. E. and BECKS, H. 1949. *The growth of hypophysectomized female rats following chronic treatment with pure pituitary growth hormone. IV. Skeletal changes: differences in response from that of intact rats*. Growth, 13: 191-206.
- BECKS, H., ASLING, C. W., SIMPSON, M. E. and LI, C. H. 1948. *The gigantism produced in normal rats by injection of the pituitary growth hormone. IV. Skeletal changes: tibia, costochondral junction, and caudal vertebrae*. Growth, 12: 43-54.
- SIMPSON, M. E. and LI, C. H. 1948. *The gigantism produced in normal rats by injection of the pituitary growth hormone. I. Body growth and organ changes*. Growth, 12: 15-32.
- SIMPSON, M. E., MARX, W. and KIBRICK, E. 1943. *Biossay of the pituitary growth hormone. Width of the proximal epiphyseal cartilage of the tibia in hypophysectomized rats*. Endocrinol., 32: 13-16.
- SIMPSON, M. E. and PENCHARZ, R. I. 1939. *Relation between the growth promoting effects of the pituitary and the thyroid hormone*. Endocrinol., 25: 175-182.
- GESCHWIND, I. I. and LI, C. H. 1955. *The tibia test for growth hormone*. Chapter 3 in *The Hypophyseal Growth Hormone, Nature and Actions*, ed. by R. W. Smith, Jr., O. H. Gæbler and C. N. H. Long. Blakiston Div. of McGraw-Hill, New York.
- GREENSPAN, F. S., LI, C. H., SIMPSON, M. E. and EVANS, H. M. 1949. *Biossay of hypophyseal growth hormone: the tibia test*. Endocrinol., 45: 455-463.
- LI, C. H., EVANS, H. M. and SIMPSON, M. E. 1945. *Isolation and properties of the anterior hypophyseal growth hormone*. J. Biol. Chem., 159: 353-366.
- MCLEAN, F. C. and URIST, M. R. 1961. *Bone. An Introduction to the Physiology of Skeletal Tissue*, 2nd ed. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- MOON, H. D., SIMPSON, M. E., LI, C. H. and EVANS, H. M. 1950. *Neoplasms in rats treated with pituitary growth hormone. I. Pulmonary and lymphatic tissues*. Cancer Res., 10: 297-308.

- MOON, H. D., SIMPSON, M. E., LI, C. H. and EVANS, H. M. 1951. *Neoplasms in rats treated with pituitary growth hormone. V. Absence of neoplasms in hypophysectomized rats.* Cancer Res., 11: 535-539.
- RIGAL, W. M. 1962. *The use of tritiated thymidine in studies on chondrogenesis.* In Radioisotopes and Bone, ed. by P. Lacroix and A. M. Budy. Blackwell's, Oxford, England.
- 1964. *Sites of action of growth hormone in cartilage.* Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., 117: 794-796.
- SIMPSON, M. E., ASLING, C. W. and EVANS, H. M. 1950. *Some endocrine influences on skeletal growth and differentiation.* Yale J. Biol. and Med., 23: 1-27.
- and EVANS, E. S. 1959. *Effect of pituitary hormones on carcinogenesis induced in rats by 7,12-dimethylbenz ( $\alpha$ ) anthracene.* Cancer Res., 19: 1096-1104.
- VAN DYKE, D. C., ASLING, C. W. and EVANS, H. M. 1953. *Regeneration of the calvarium in young normal and growth hormone treated hypophysectomized rats.* Anat. Rec., 115: 615-625.
- SCOW, R. O. 1959. *Effect of growth hormone and thyroxine on growth and chemical composition of muscle, bone and other tissues in thyroidectomized-hypophysectomized rats.* Am. J. Physiol., 196: 859-865.
- SIMPSON, M. E., ASLING, C. W., LI, C. H. and EVANS, H. M. 1949. *Response by the rat thyro-parathyroidectomized at birth to growth hormone and to thyroxin given separately or in combination. I. General growth and organ changes.* Anat. Rec., 104: 445-464.
- TAUROG, A., EVANS, E. S., POTTER, G. D. and CHAIKOFF, I. L. 1960. *Plasma  $I^{131}$  thyroxine in hypophysectomized rats injected with radioiodide.* Endocrinol., 67: 609-618.
- VAN DYKE, D. C., SIMPSON, M. E., LEPKOVSKY, S., KONEFF, A. A. and BROBECK, J. R. 1957. *Hypothalamic control of pituitary function and corpus luteum formation in the rat.* Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., 95: 1-5.
-

## LÉGENDE DES PLANCHES I, II ET III.

## FIG. 6 to 9.

Photomicrographs of central sagittal sections of proximal epiphyseal cartilage plate of tibia of adult female rats. Hematoxylin and eosin, magnification 62.5.

FIG. 6. Intact control.

FIG. 7. Intact, growth hormone treated.

FIG. 8. Hypophysectomized control.

FIG. 9. Hypophysectomized, growth hormone treated.

## FIG. 10 to 12.

Photomicrographs as in Figures 6 to 9.

FIG. 10. Thyroidectomized control.

FIG. 11. Thyroidectomized, growth hormone treated.

FIG. 12. Thyroidectomized, growth hormone treated with thyroxine supplement.

## FIG. 13 to 18.

Cross sections of shaft of tibia of adult female rats. Hematoxylin and eosin, magnification 13.

FIG. 13. Intact control.

FIG. 14. Hypophysectomized control.

FIG. 15. Thyroidectomized control.

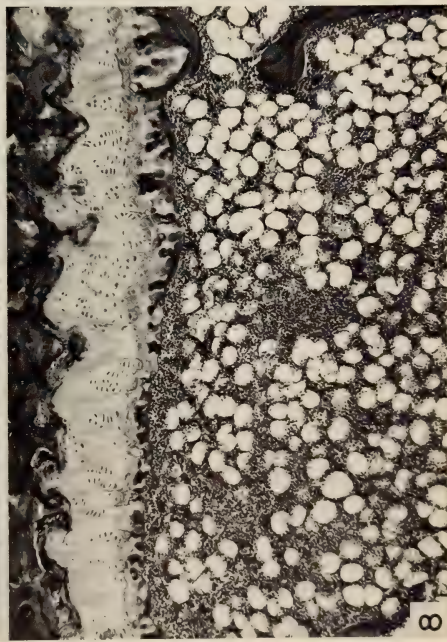
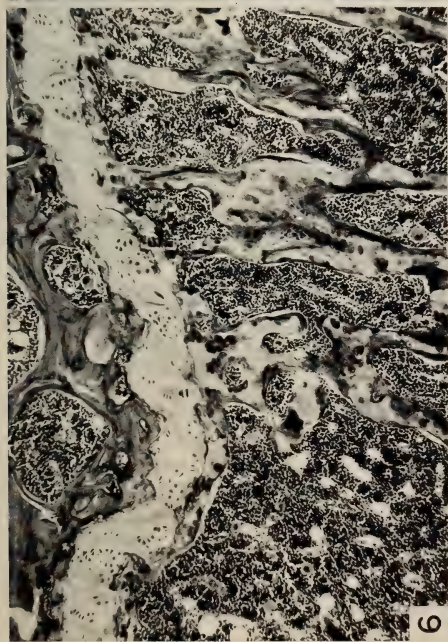
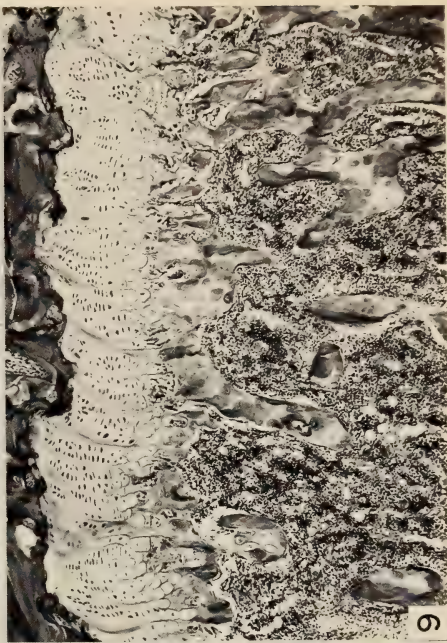
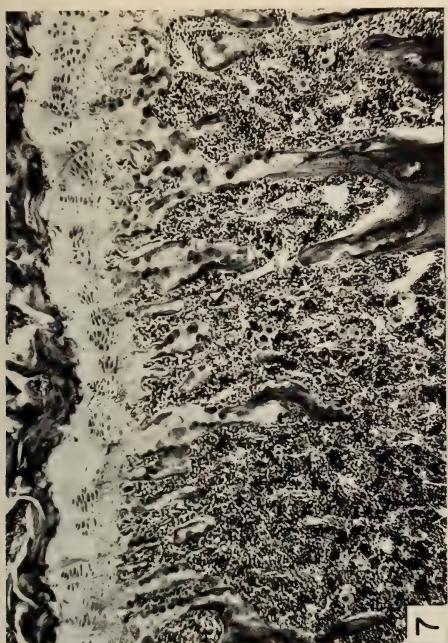
FIG. 16. Intact, growth hormone treated.

FIG. 17. Hypophysectomized, growth hormone treated.

FIG. 18. Thyroidectomized, growth hormone treated.

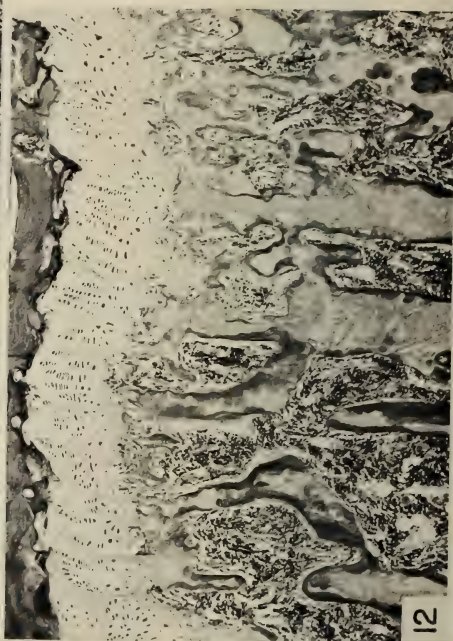
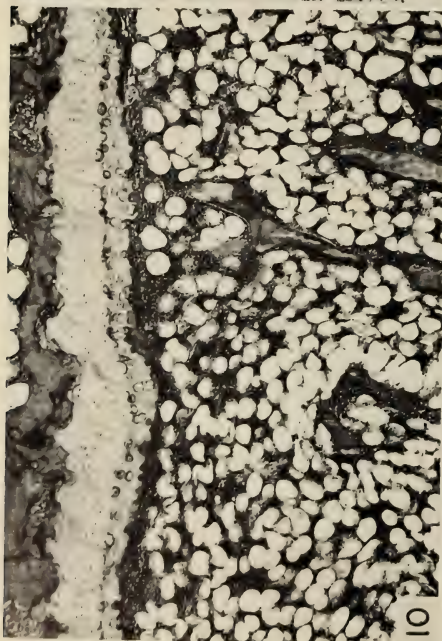
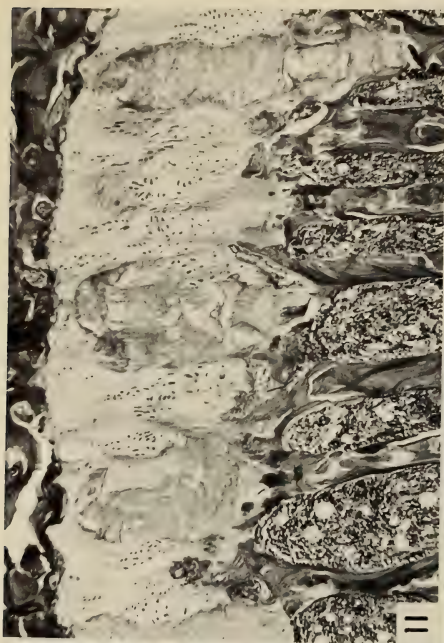
---

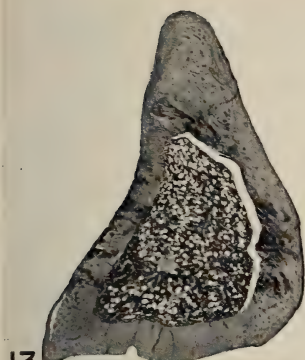




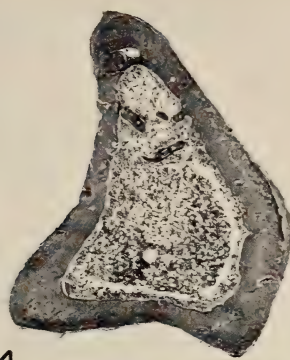
Légendes voir p. 34.







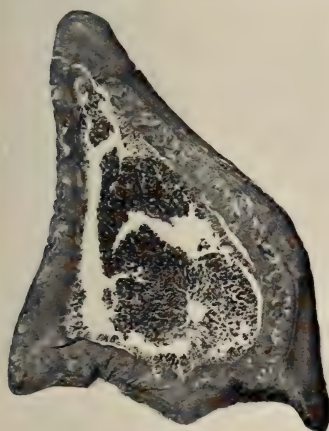
13



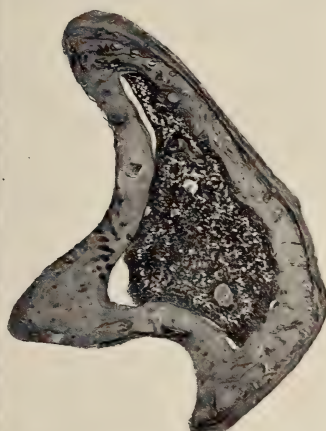
14



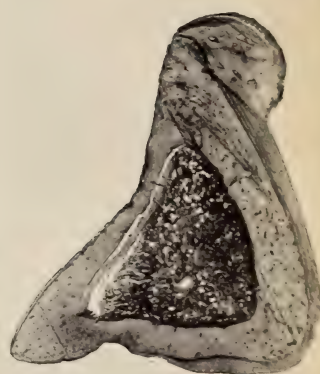
15



16



17



18





## Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris

par

**Albert-M. DALCQ**

Université de Bruxelles — Unité de recherches cyto-enzymologiques  
sur le développement

Avec 1 figure dans le texte et 3 planches

La localisation des enzymes déphosphorylant les esters phosphoriques d'adénosine, adénine, uridine, cytidine et thymidine dans les premiers stades des œufs de mammifères est réalisable par une méthode de manipulation *in toto* applicable tant que les œufs ne sont pas implantés. Cette méthode repose sur l'incubation des germes extraits des follicules, de la trompe ou de l'utérus dans un milieu tamponné contenant le mononucléotide et un métal doué d'affinité pour l'anion phosphorique à libérer. Une réaction appropriée révèle ensuite la situation des phosphates ainsi formés.

J'ai précédemment fait connaître les images ainsi observables dans les œufs de rat et de souris incubés sans fixation préalable dans un milieu alcalin en présence d'ATP et de  $\text{Ca}^{++}$  (1959), dans les œufs de souris incubés directement aussi mais en milieu presque neutre contenant divers composés d'adénosine, la captation du P inorganique libéré (Pi) se faisant par le  $\text{Pb}^{++}$  (1962b), dans les œufs des deux muridés fixés au formol puis incubés avec toute une série de mononucléotides \* en milieu soit calcique (1962a) soit plom-

---

\* Tri-, di- et monophosphates d'adénosine, adénine, inosine, cytidine uridine.



bique (1961, 1962c, 1963, 1964). J'ai pu mettre ainsi constamment en évidence des réactions localisées d'une part en surface, tant au cortex que dans les sillons de segmentation, d'autre part dans des organites des cytoplasmes et des noyaux, ces derniers posant un problème d'interprétation familier à tous les cytochimistes.

Etant parvenu, grâce à ces multiples essais, à définir les conditions optimales mettant en évidence les sites de déphosphorylation dans les œufs fixés au formol, j'ai récemment appliqué ces règles à quelques lots d'œufs de souris en m'efforçant de préciser les changements survenant lors de l'entrée en maturation, lors de la fécondation et lors de la première segmentation. Ces nouvelles mais modestes observations font l'objet de la présente contribution. Elles risquent de paraître quelque peu disparates et de comporter autant de confirmations de faits déjà établis que de précisions sur des points particuliers. La nature même de ces recherches implique de les adapter au matériel dont on dispose au jour le jour, sans pouvoir les mener sur un plan aussi logique qu'on le souhaiterait. Force est de glaner les résultats à mesure des occasions propices, et de les ordonner ensuite pour le mieux.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les oocytes, œufs vierges tubaires, œufs fécondés et œufs divisés en II proviennent de 13 souris blanches de souche Swiss. Ils ont été recueillis au début de la matinée dans du Locke refroidi et fixés aussitôt dans un mélange froid de 7 p. de Locke 2 p. de  $H_2O$  et 1 p. de formol ramené à un pH compris entre 7,5 et 8,5. Après 1 à 2h à 4° C, ils ont été lavés un temps équivalent dans 50 ml de Locke également à 4° C. La détection des activités enzymatiques a alors été inspirée des indications dues à Wachstein et *alii* (1960) mais adaptées au cas des œufs de faible volume. Ceux-ci ont donc été incubés pendant quelques heures à 37° C dans un mélange comprenant du Tris au pH adopté, du  $(NO_3)_2Pb$  à la concentration de  $5.10^{-4}$  M, du  $(NO_3)_2Mg^*$  à la même concentration et enfin le substrat à étudier (produits Sigma, conservés au froid sec), celui-ci à la concentration finale uniforme de  $10^{-3}$  M.

---

\* Sauf dans les expériences S714-715.

Au bout du temps requis d'incubation, ils ont été rincés dans du Locke puis soumis à la révélation du  $(\text{PO}_3)_2\text{Pb}_3$  par transformation en PbS. Pour cela, l'excès de  $(\text{NO}_3)_2\text{Pb}$  subsistant dans les objets a d'abord été éliminé par double rinçage soit avec un tampon acétate au pH 4,95, soit à l'eau distillée, en prolongeant un peu ce temps. Après le traitement au  $(\text{NH}_4)_2\text{S}$ , les œufs ont été de nouveau rincés dans deux bains de  $\text{H}_2\text{O}$ . Le passage dans les divers milieux a été effectué par pipettages successifs jusqu'au montage dans la glycerin-jelly.

Ces manipulations, dont je compte donner d'autre part un exposé détaillé (en préparation), sont donc telles, dans les cas ici décrits, que les œufs recueillis dans la matinée peuvent être examinés dès la fin de l'après-midi. Leur étude peut ensuite être menée à loisir, les préparations « révélées » se maintenant pendant 4 à 6 mois avant la polymérisation du PbS. Leur analyse a été faite avec les meilleurs moyens de la microscopie optique tant en lumière ordinaire qu'en contraste de phase (= Cph, appareil Leitz-Heine) et en fond noir Leitz (= FN). Photographies en partie au Leica sur film Gevaert Scientia 39-C.56, mais surtout à l'Aristophot sur film Isopan Agfa.

Ont été considérés comme positifs, les sites apparaissant, en éclairage direct, en noir ou en gris très foncé. Les particules sombres visibles seulement en recourant au CPh n'auront la même valeur que si elles sont également lumineuses en FN, cas d'ailleurs fréquent. Les colorations brunes diffuses n'ont pas été prises en considération, étant au moins suspectes de rétention du  $(\text{NO}_3)_2\text{Pb}$ .

Le petit nombre d'œufs contenus dans chaque préparation peut paraître criticable méthodologiquement. En fait, la réaction des œufs prélevés d'un coup sur un animal est remarquablement homogène. Les exceptions, d'ailleurs rares, ne semblent dues qu'à une déficience fonctionnelle du germe. Les œufs de même âge provenant de divers animaux présentent aussi un très haut degré d'homogénéité. Une vérification statistique n'a donc pas paru nécessaire jusqu'ici.

Ces recherches ont bénéficié d'un crédit gouvernemental consacré à l'Enzymologie médicale. Les expériences ont été effectuées avec soin et habileté par M. Roger Huyghens, technicien. Pour les observations et photographies, j'ai disposé de l'aide attentive de M<sup>lle</sup> J. Wolvekamp. Je les en remercie.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

Dans mes diverses publications antérieures sur cette question, j'ai déjà fait connaître les aspects remarquables que fait apparaître la détection des enzymes déphosphorylant toute une série d'esters phosphoriques. J'ai mis aussi en évidence les modalités de l'activation et de l'inhibition. J'ai ainsi reconnu comme sites enzymatiques microscopiquement perceptibles: 1) les surfaces cellulaires, dans lesquelles il faut distinguer le cortex général et les sillons formés au cours des mitoses de maturation ou de segmentation, ainsi que les zones de contact entre les blastomères; 2) des organites du cytoplasme qui sont d'une part les granules mitochondriaux, pour autant que leur activité résiste à la formolisation, et d'autre part des corpuscules de densité relative moins forte, plus volumineux, souvent réunis en petits groupes ou en amas éventuellement considérables, avec des aspects évoluant de stade en stade, et que j'ai appelé déphosphosomes (= DPS); 3) des sphérules incluses dans les nucléoles et des croûtelles ou verrues posées sur la surface de ceux-ci, et dont le caractère enzymatique semble, malgré tout, pouvoir être admis. Ces diverses manifestations conservent, quel que soit le tri- ou diphosphate utilisé, un remarquable caractère d'uniformité, bien qu'il ne faille pas exclure des spécificités de détail qui ont pu échapper. L'importance de ces constatations ressort de leur rencontre chez les deux espèces explorées, de différences appréciables qui caractérisent cependant chacune de ces espèces, des modifications que ce tableau enzymatique offre au cours du développement, en particulier du changement subit qui peut être mis en évidence lors de la fécondation. Les compléments qui vont être apportés à certaines de ces notions portent seulement sur une phase initiale très limitée, sans dépasser, à une exception près (S. 715), le stade à deux blastomères et ne concernent guère que six lots d'œufs provenant de 13 animaux. Pour chacun d'eux, une expérience *sui generis* a été instituée. Il suffira d'en donner la relation et il sera nécessaire que celle-ci soit détaillée, afin que l'interprétation donnée dans chaque cas soit suffisamment justifiée.

Les préoccupations majeures ont été de serrer quelque peu le facteur pH, de voir si l'entrée en maturation retentit sur les activités enzymatiques étudiées, et encore d'examiner si les esters de la



thymidine auraient un comportement spécial. Et il y a eu, par surcroît, l'imprévu de chaque expérience. En abordant la description des expériences, rappelons que la concentration des substrats a été uniformément de  $10^{-3}$  M.

S 700. Une ♀ non-fécondée livre 9 œufs « vierges et mûrs » groupés en amas dans une dilatation initiale de chaque oviducte. Ils sont libérés par l'hyaluronidase puis fixés, tandis qu'une vingtaine d'oocytes sont recueillis par dilacération des ovaires, après élimination mécanique de leurs cellules folliculeuses. Après fixation (1 h 30 min) et lavage (1 h), ces objets sont incubés (2 h) comparativement dans les diphosphates d'adénine (ADP), d'inosine (IDP), et d'uridine (UDP) au pH 7,2. Révélation standard sous forme de PbS.

Dans les trois milieux, les oocytes pourvus de leur vésicule germinative ont réagi plus faiblement que les œufs vierges tubaires. Le cytoplasme des premiers contient un semis de DPS isolés où s'interposent des amas peu fournis de ces éléments (fig. 1). Les oocytes de 2<sup>e</sup> ordre ont leur cytoplasme obscurci par de nombreux amas entremêlés de grains isolés, l'ensemble manifestant, sous l'angle favorable, une tendance à la symétrisation (fig. 2). S'il se trouve dans les lots ovariens des oocytes entrés en maturation, leur réaction est également intensifiée.

L'UDP a un effet quelque peu différent des autres substrats. Dans les oocytes au repos, il n'y a pas ou peu d'amas de DPS, tandis que le chorion est fortement imprégné. De même, dans les œufs tubaires, la réaction interne est moins forte, mais la périphérie couverte de PbS précipité. L'enzyme a donc diffusé malgré la fixation préalable, fait que j'ai déjà eu l'occasion d'enregistrer dans d'autres circonstances.

A côté de cette confirmation intéressante, et apparemment révélatrice de spécificité, l'enseignement essentiel de cette expérience est que l'entrée en maturation comporte soit une activation, soit un renforcement du système enzymatique étudié. Il n'y a pas jusqu'ici de signe qu'il s'agisse d'un phénomène progressif.

S 710 et S 711. Un même matin sont recueillis 20 oocytes ovariens, 10 œufs fécondés indivis et 8 œufs en II, fécondés de la veille. Après fixation (1 h) et lavage (1 h), ils sont répartis en 6 lots



qui sont incubés (4 h) à 37° en présence d'ATP ou d'ADP sans  $Mg^{++}$ , aux pH respectifs de 5.8, 6.3, 6.8 (ATP seul) et 7.5 (ADP seul). Révélation standard. Les examens sont uniquement faits en lumière ordinaire.

Au pH 5.8, après ATP, tout serait négatif s'il n'existait, au stade II, dans le sillon interblastomérique, une petite poche positive; on surprend donc là le début de la réaction sulcale. Après ADP, tout est négatif, sauf quelques DPS dispersés dans deux des oocytes.

Au pH 6.3, la réaction est générale et riche de détails intéressants.

Après ATP, les oocytes sont discrètement positifs (voir fig. 1), avec des DPS dont les uns sont isolés, les autres en amas formant balle, ceux-ci se manifestant de préférence à la périphérie. Dans les œufs fécondés, la réaction dépasse sensiblement le niveau de la fig. 2. Bien observable dans les fig. 3 et 4, elle montre la majorité des balles de grains à la périphérie; dans les deux cas, la répartition n'est nullement affectée par la polarité, mais paraît symétrisée. Dans les deux œufs, la réaction sulcale se manifeste au niveau du ou des globules polaires, qui eux-mêmes contiennent des DPS. Au stade II (fig. 5) la réaction, toutes conditions strictement égales, est sensiblement réduite par rapport aux œufs fécondés. Elle est, dans le cas présenté, plus forte dans l'un des deux blastomères; cette disposition, d'ailleurs souvent observée, répond vraisemblablement à une segmentation perpendiculaire au plan de symétrie. Les amas restent à prédominance nettement périphérique. Le PbS comble tout le sillon en formant un amas continu mais à surface mamelonnée. Rien de nucléaire n'a été aperçu, mais en l'absence d'examen en FN, on ne peut être formel.

Après ADP, les relations générales sont du même type, mais sensiblement plus modérées, sauf que, dans un stade II, la réaction sulcale surpasse remarquablement le degré montré par la fig. 5.

Au pH 6.8, où l'ATP a été seul utilisé, toutes les réactions sont accentuées, le stade I étant nettement prédominant. Pour autant que la différence de forme permette la comparaison, les stades II sont plutôt en retrait sur les oocytes. Par ailleurs, la réaction sulcale n'est pas renforcée, ce qui indique que son optimum se situe du côté acide. L'activité sulcale pointait en effet dès le pH 5.8.

Au pH 7.5, scruté en présence d'ADP, le seuil d'efficacité est dépassé, car les spécimens sont bourrés de PbS jusqu'à l'opacité intégrale.

Cette expérience confirme donc que le pouvoir de déphosphorylation des œufs fixés est plus fort dans l'œuf fécondé indivis qu'il ne le sera après sa première division, et aussi plus fort qu'il ne l'était dans l'oocyte au repos. L'activité de l'œuf fécondé prime aussi, comme je l'ai vu d'autre part, sur celle de l'œuf « vierge et mûr ». La réaction du cytoplasme s'accroît à mesure que le milieu évolue vers l'alcalinité. La déphosphorylation au niveau du premier sillon paraît avoir son optimum du côté acide, probablement vers 6.5. Ajoutons encore que les balles de DPS se manifestent plus à proximité du plasmolème que du noyau.

S 714-715. L'expérience porte cette fois sur 20 oocytes, 9 œufs fécondés indivis et 7 œufs en IV et VIII, dont il ne sera guère question. Elle est calquée sur la précédente, ou peu s'en faut : 1 h de fixation, 45 min de lavage, 3 h 45 min d'incubation, en comparant, sans activateur, ATP et ADP aux pH de 6.3, 6.8 et 7.5. Un lot témoin est resté parfaitement négatif.

Après ATP au pH 6.3, la réaction est, contrairement au cas précédent, à peine esquissée. Après l'ADP, les oocytes au repos restent pratiquement négatifs, mais les œufs en maturation, fécondés ou non, sont modérément positifs. L'un d'eux montre un fuseau de maturation (fig. 6) dont les fibres paraissent bien avoir réagi, surtout dans leur partie polaire, nantie de très fines granulations.

Au pH 6.8, la préparation du lot incubé dans l'ATP ne contient que 3 oocytes, avec la réaction typique déjà décrite ici, tandis que le lot incubé dans l'ADP montre un bel exemple de pénétration du spermatozoïde, avec réaction nette au point de pénétration. La même préparation contient également un stade IV ayant fortement réagi, mais d'une façon inégale selon les blastomères.

Au pH 7.5, on peut à nouveau comparer les effets d'une incubation dans l'ATP sur des oocytes, les œufs fécondés et des stades VIII. Le niveau de leurs réactions répond aux prévisions, l'intensité la plus grande étant atteinte au 3<sup>e</sup> cycle des mitoses. Néanmoins, un œuf indivis n'a qu'une réaction très modérée, ce qui s'explique du fait qu'il vient d'être fécondé. L'image est particulièrement intéressante du fait que tout le spermatozoïde se présente dans un même plan optique (fig. 7). Le flagelle est encore en partie à l'extérieur du plasmolème, où il s'incurve en boucle. Après un trajet

presque rectiligne suivi d'une angulation brève, une réaction nette marque le passage à la pièce intermédiaire. Celle-ci est d'abord repliée en V, comme si la spermie avait rencontré une résistance, puis le trajet se prolonge sans incident notable jusqu'à la base du noyau. Autour de celui-ci se présente une coque ajourée, formée de DPS à réaction vive. En cela, l'observation ne fait qu'en confirmer plusieurs autres, déjà signalées en 1962.

Un lot incubé dans ADP à ce pH légèrement alcalin avait été prévu, mais un incident technique m'en a privé.

Cette expérience confirme donc le rôle essentiel du pH, tout en indiquant qu'il peut y avoir, d'une ponte à l'autre, certaines différences de réactivité. Elle suggère une activité déphosphorylante dans les fibres d'un fuseau de maturation, et ce n'est pas le seul cas où j'aie soupçonné cette localisation, sans toutefois pouvoir retrouver ces indices dans les mitoses de segmentation. Enfin, l'expérience apporte un nouvel argument en faveur d'une activation très rapide des DPS entourant le noyau spermatique tout récemment pénétré.

S 729-730. L'objectif a été ici d'explorer la déphosphorylation des tri- et diphosphates de thymidine (TTP et DTP) et de la comparer simultanément à celle de l'ATP et de l'ADP.

Deux ♀, chez lesquelles un bouchon vaginal vient d'être observé le matin, me procurent 18 œufs fécondés et autant d'oocytes qui sont fixés (environ 1 h) lavés (id.) et répartis en quatre groupes. Ceux-ci sont incubés à 32° C dans le Tris-Pb-Mg au pH 6.8 additionné respectivement de TTP, TDP, ATP et ADP. Afin de bien surprendre la phase terminale de la réaction, un lot (nécessairement petit!) de chaque groupe voit son incubation limitée à 2 h 30, le second à 3 h 30, aux quelques minutes près que requiert la mise en train de la révélation.

Une première lecture, immédiate, mais malheureusement peu approfondie, donne lieu aux notations suivantes.

*TTP*: a) lot de 2 h 30. Oocytes à nombreux DPS; œufs fécondés opaques. b) lot de 3 h 30 = plus lisible. Un beau stade pronucléi, farci de DPS dont un amas sphérique particulièrement volumineux, et que nous retrouverons plus bas.

*TDP*, lot a: œuf fécondé farci de DPS, mais sans amas; lot b: une balle de grains positifs se manifeste.



*ATP*, lot a: allure semblable au même lot de *TDP*; lot b: réaction accentuée, avec la mention « beau », mais un incident a supprimé cette préparation.

*ADP*: les différences habituelles s'observent entre oocytes et œufs fécondés.

La seule différence apparemment attribuable au substrat est donc la mise en évidence plus aisée, avec les esters de la thymidine, d'une ou plusieurs balles de *DPS* localisées en périphérie.

Près de quatre mois se sont écoulés avant qu'une étude plus minutieuse de ces préparations puisse être reprise. Fort heureusement, leur seule modification n'était encore qu'une légère atténuation de la réaction, devenue lisible dans ceux des œufs fécondés où elle ne l'était pas initialement. Le dispositif Heine a été utilisé de façon à surprendre en *Cph* le maximum de détails, à condition que leur relation avec la libération de *Pi* s'impose par leur luminosité en *FN*.

*TTP*. Pour le lot incubé 2 h 30, comparons un oocyte (fig. 8) et deux œufs fécondés (fig. 9 et 10). En lumière directe, l'oocyte semble *devenu* pratiquement négatif (fig. 8a). Au *Cph*, son cytoplasme apparaît chargé de nuages sombres à divers degrés dans lesquels se détachent, surtout près du noyau des granules positifs, la plupart du temps accompagnés d'une vésicule claire (fig. 8b). La tache germinative présente une hétérogénéité certaine, mais qui aurait requis, sur la préparation non vieillie, un examen attentif au *FN*. Des deux œufs fécondés, l'un est nanti de son globule polaire, dont l'expulsion a déterminé une forte réaction sulcale visible au niveau optique de la fig. 9a, mais pas en 9b. Dans ces deux œufs, le cytoplasme contient un semis de *DPS* bien noirs, de diamètre allant du juste visible à 1.5  $\mu$ , entremêlés d'amas d'importance diverse. Dans chaque œuf, il existe une masse sphérique exceptionnellement volumineuse, d'un diamètre de 4 à 6  $\mu$ . Les grains positifs sont arrangés autour d'une zone claire qui peut être simple (fig. 9a) ou double (fig. 10a). Au *Cph*, (fig. 9b et 10b) la structure générale est hétérogène, avec des nuages plus petits et plus denses que dans l'oocyte, et dont l'ensemble est lactescent en *FN*. En *Cph* encore, des points plus sombres marquent les granules positifs, la tache claire du gros amas se résout en plusieurs vésicules. Dans le second œuf, je n'ai pas réussi à découvrir la mitose de maturation, probablement encore présente.



Après une incubation prolongée encore d'une heure, la réaction des oocytes reste, comme prévu, nettement en retrait sur celle des œufs fécondés (fig. 11). Dans le cas le plus accentué, un oocyte montrait un semis assez abondant de DPS et plusieurs amas globuleux au voisinage de sa vésicule germinative (fig. 12a). Le Cph montre bien ces amas, d'autres plus petits, qui auraient échappé en éclairage ordinaire, et les granules positifs isolés (fig. 12b). Ceux-ci sont systématiquement accolés à une vésicule. Le fond du cytoplasme est hétérogène, moins cependant qu'après une incubation plus courte et cela se traduit en FN (fig. 12c) par un aspect laiteux. Le nucléole n'est pas totalement négatif. Des deux œufs fécondés présents, l'un n'avait pas de globule polaire et avait réagi assez modérément, avec, cependant, deux amas globuleux, proches du cortex. L'autre œuf a réalisé sa maturation et présente, au complet le tableau du stade à jeunes pronucléi. De nombreux amas (fig. 13 a et b) de granules sont répartis dans tout le cytoplasme, mais le plus imposant est logé très près du globule polaire. Dans les mêmes conditions que pour la fig. 12d, la charge d'éléments lumineux en FN est poussée au maximum (fig. 13b).

*TDP.* Le lot incubé 2 h 30 comprend 5 oocytes et 2 œufs fécondés. Dans les oocytes, le cortex est garni de DPS espacés et volumineux, moins nombreux qu'après le TTP. Le cytoplasme contient des grains fins, espacés, que le Cph révèle nombreux. Le FN obtenu avec le Heine ne donne pas d'aspect lactescent, mais le vrai dispositif FN, plus puissant, n'a pas été utilisé dans ce cas. Le nucléole, parfois dédoublé, de ces oocytes est régulièrement garni à sa surface de grains surélevés, parfois de tractus. Dans une vésicule germinative à deux nucléoles, je dénombre sur ceux-ci une quarantaine de ces éminences hémisphériques. Dans les deux œufs fécondés, la réaction du cytoplasme se borne à des DPS plus petits que dans les oocytes, et qui produisent en FN un aspect nettement laiteux. On peut observer une pénétration du spermatozoïde, avec un peu de réaction locale des DPS.

Le lot incubé 1 h de plus dans le même substrat comprend 3 œufs fécondés présentant une réaction granulaire délicate évoquant celle de la fig. 13a, mais sensiblement atténuée. C'est l'association habituelle de menues vésicules et de grains noirs juxtaposés, grains lumineux en FN. Je n'ai pu découvrir ni mitose de maturation ni pronucléi.

*ATP.* La préparation étudiée (2 h 30 d'incubation) contient 2 oocytes et 2 œufs fécondés. La description des oocytes retrouve le cas du TDP, sauf l'absence de tout signe nucléolaire. La réaction des deux œufs fécondés peut être appréciée d'après les fig. 14a et b. Il s'agit, comme on le constatera, d'une texture bien différente de celle obtenue par le TTP. Ce sont encore une fois de nombreux granules, la plupart isolés mais beaucoup groupés, tous lumineux en FN. On n'aperçoit aucune de ces masses globuleuses observées par ailleurs. Cet œuf avait expulsé son 2<sup>d</sup> globule polaire, respon-

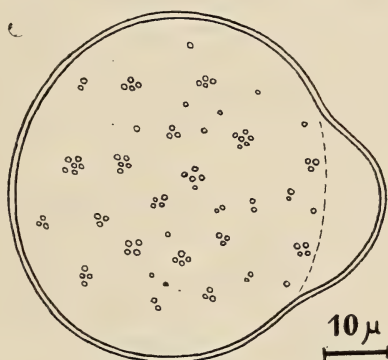


FIG. I.

S 729-30 — Œuf fécondé incubé dans ATP au stade de la protubérance  
Absence de DPS dans celle-ci.

sable de la protubérance visible en clair vers le haut. On peut découvrir à proximité de ce pôle le jeune pronucléus ♀, tandis que le pronucléus ♂ est également en périphérie, presque à l'autre pôle. Ces pronucléi, situés aussi hors du plan optique de la photographie, ne contiennent encore que 2 petits nucléoles primaires, sans apparence d'activité enzymatique. L'autre œuf a été surpris plus jeune encore; il présente la protubérance de fécondation, remarquable par son aspect clair, contrastant avec le cytoplasme tout occupé par les DPS (fig. I).

*ADP.* Les deux préparations contiennent des oocytes et des œufs fécondés qui ne présentent rien d'imprévu. Leur réaction est généralement en retrait sur celle provoquée par l'ATP, et à plus forte raison sur les composés de thymidine. La prolongation du temps d'incubation a naturellement un effet très net.

L'enseignement de cette expérience est que les œufs fixés de souris contiennent un système enzymatique hydrolysant les esters de la thymidine d'une manière qui est, dans son allure générale, analogue à celle des autres esters déjà étudiés, mais qui s'en distingue cependant par quelques détails. La réaction est en effet singulièrement plus fournie qu'avec l'ATP et met en évidence des complexes inusités. A cela paraît s'ajouter, pour le TDP, une activité au moins possible du ou des nucléole(s) dans les oocytes.

S 727-8. Les complexes génitaux de deux ♀, l'une fécondée de la veille et l'autre le jour même, sont soumis à une centrifugation de 20 min à 25 000 g, en milieu refroidi à 6° C. La dissection fournit 17 oocytes, 9 œufs fécondés indivis et 19 stades II. Après fixation (1 h) et lavage (1 h) ils sont incubés par demi-lots pendant 3 h et 3 h 30 min, à 38°, dans le mélange Tris-Pb-Mg au pH 6.8 avec comme substrat TTP, TDP et ATP. Ces conditions sont en somme identiques à celles de l'expérience qui vient d'être relatée.

La constatation la plus évidente est, une fois de plus, que la réaction globale des œufs indivis surpasse de loin celle des stades II (fig. 15 et 16). C'est aussi que la réaction au 1<sup>er</sup> sillon n'est pas affectée par la centrifugation. Il arrive que la masse sulcale de PbS soit déportée d'un côté, mais cela ne correspond pas à une région de tassement granulaire dans le cytoplasme. Le tassement est d'ailleurs moins accentué dans cette expérience que dans d'autres similaires, mais cela ne tient pas à la nature des substrats. En somme, leur effet est uniforme, un peu moins marqué, comme toujours, après le diphosphate. Dans les deux exemples démontrés ici, respectivement pour le TTP (fig. 17a) et pour l'ATP (fig. 17b), la sédimentation a été plus nette dans le premier cas que dans le second. Le cortex est, aux stades I et II, copieusement garni de DPS volumineux, très positifs, individualisés.

Un oocyte tout récemment entré en maturation et incubé dans l'ATP m'a donné l'occasion de surprendre des détails de structure assez remarquables (fig. 18). En surface, le chorion vu à plat présentait une sorte de damier dû aux empreintes ramifiées des cellules coronales. On en voit deux exemples signalés d'une flèche à gauche de la fig. 18a. Sur la convexité du cytoplasme, on observe des taches ovalaires, amas de petits grains positifs, et des grains individuels très menus, épars. Plus profondément, sur le plan du



nucléole (fig. 18b) et en dessous de lui (fig. 18c), les amas ovoïdes du cortex sont remplacés par une sorte de feutrage avec quelques blocs irréguliers. La tache germinative est quelque peu hétérogène.

L'apport de cette expérience est assez maigre, sauf en tant que généralisation de certaines modalités réactionnelles et observations de détail sur la structure. Il était cependant nécessaire de s'assurer que le TTP et le TDP ne révèlent rien d'imprévu dans les œufs centrifugés.

S 731 à 734. Cette dernière expérience a spécialement visé à comparer les effets d'une incubation des stades II dans TTP, TDP, ATP, ADP à 3 pH différents. Pour permettre l'échelonnement des manipulations, il a fallu adopter pour chaque pH un temps d'incubation différent, le pH le plus acide bénéficiant de l'incubation la plus longue.

4♀ fécondées la veille ont fourni 46 stades II qui ont été d'abord, pendant les récoltes successives, conservés dans du Locke à +5° C avant d'être fixés (50 min), lavés (45 min) puis mis en incubation à 37° C dans le tris-Pb-Mg+substrat suivant le plan que voici:

	pH 6.3 pendant 3 h 30 min	pH 6.8 pendant 3 h	pH 7.5 pendant 2 h 30 min
TTP	a 1	b 1	c 1
TDP	a 2	b 2	c 2
ATP	a 3	b 3	c 3
ADP	a 4	b 4	c 4

Chaque lot de 4 œufs (3 seulement en c 2, b 4 et c 3) a été rincé dans deux bains de H<sub>2</sub>O et soumis à la révélation standard au (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>S. Les préparations ont fait l'objet d'une inspection immédiate et d'un examen complet dans les journées suivantes:

1) *TTP* = en a1, le cytoplasme est constellé de DPS isolés, les noyaux sont négatifs, une forte réaction sulcale s'est produite. Tantôt, elle dessine une lentille régulière entre les deux blastomères (fig. 19), tantôt, elle s'est portée d'un côté, par une sorte d'écoulement (fig. 20). En b 1, la réaction n'intéresse ni le noyau, ni le sillon. Elle se borne à un semis modéré de DPS.

En c 1, la réaction cytoplasmique dépasse nettement le niveau de a 1 (fig. 21a, b et c), un amas globuleux de DPS se manifeste dans un cas (fig. 21b), les noyaux interviennent légèrement (fig. 21c).



la réaction sulcale est tantôt faible (a) tantôt modérée (b et c) sans atteindre le niveau observé dans a.

2) *TDP* = en a 2, les blastomères, bien ovoïdes, de chaque œuf sont nettement séparés. Le sillon est libre de toute réaction, mais dans un cas on y perçoit nettement un feutrage de filaments. La réaction se borne à des granules cytoplasmiques peu nombreux.

En b 2, les blastomères sont presque restés au contact l'un de l'autre, l'espace étant occupé par un précipité qui a eu parfois tendance à s'écouler d'un côté.

En c 2, (fig. 22), les blastomères des 3 œufs sont juste au contact ou presque, avec une trace de réaction sulcale. Souvent, le cytoplasme bordant le sillon forme une plaque plus dense. La liaison des blastomères est assurée surtout par la pièce intermédiaire du spermatozoïde laquelle est entourée d'un amas mucoïde partiellement positif. Les nucléoles sont négatifs, même en FN. Le cytoplasme présente une sorte de couronne d'ectoplasme plus dense, et cette zone est plus riche en DPS que la région périnucléaire.

3) *ATP* = en a 3, la réaction est assez proche de a 1. En b 3, dans 3 des 4 œufs, une réaction sulcale existe dans la zone de contact. Dans le 4<sup>e</sup>, il y a contact, mais sans réaction.

En c 3, les 3 œufs ont réagi très sensiblement comme dans c 1, à la différence que les cytoplasmes donnent l'impression d'une « contraction » et qu'il n'est apparu aucun gros amas de DPS.

4) *ADP* = en a 4, le tableau n'est pas strictement comparable à ce qu'il était dans a 2. La réaction est plus corsée, tant au point de vue sulcal que cytoplasmique.

En b 4, la réaction, tout en étant plus faible que dans a 4, dépasse nettement celle de b 2.

En c 4, les blastomères sont mieux accolés que dans c 2, et par ailleurs, la réaction est moins marquée que dans c 3.

Les résultats de cette expérience sont fonction des trois variables introduites: durée d'incubation, pH, nature du substrat. Les deux premiers facteurs ont donné lieu, dans les conditions que j'avais cru bon de choisir, à un jeu de compensations. Au pH bas, la prolongation de l'incubation a compensé l'effet frénateur de l'acidité. Au pH le plus élevé, l'effet favorable de l'alcalinité a été modéré par l'incubation plus courte. Au pH moyen, presque neutre, le temps accordé n'a pas permis une réaction bien caractéristique.

Il est clair que l'élévation du pH et la prolongation de l'incubation agissent dans le sens d'un renforcement général. Toutefois, une dissociation s'amorce entre la réaction sulcale et l'activité générale du cytoplasme, la première pouvant encore s'exprimer pleinement en milieu modérément acide. Quant au rôle de la nature du substrat, les différences ne sont pas très marquées, mais elles ne peuvent cependant être tenues pour inexistantes. D'une part, le triphosphate de thymidine se montre, par certains détails, plus actif que celui d'adénine. D'autre part, l'inverse tend à se produire pour les diphosphates. Il s'agit toutefois de nuances plus quantitatives que qualitatives.

## DISCUSSION

Ces observations viennent compléter, pour l'œuf de souris, le tableau des activités de déphosphorylation pour des stades limités, mais particulièrement importants, allant de l'oocyte pleinement formé à l'œuf divisé en ses deux premiers blastomères. Elles confirment qu'il existe dès lors dans le germe des enzymes résistant à la fixation au formol et qui hydrolysent relativement bien, en divers sites, les tri- et diphosphates des six mononucéotides essayés jusqu'à présent. A ceux de l'adénosine, de l'adénine, de l'inosine, de la cytidine et de l'uridine, déjà étudiés précédemment, sont venus s'ajouter ici ceux de la thymidine. Pour tous, des signes microscopiques de la déphosphorylation sont obtenus dans des conditions apparemment uniformes de concentration, de température et de pH. Le rôle des activateurs n'a pas été réexaminé au cours de ces nouvelles expériences, mais ce qui en a été vu précédemment paraît également s'appliquer aux divers substrats. De plus, la présence de  $P_i$  est toujours constatée dans les mêmes constituants cellulaires, à la fois en surface et en profondeur. Tous les substrats mis à l'épreuve semblent ainsi être attaqués de la même manière, et il est constant, notamment, que l'intensité de la réaction soit plus forte avec les tri- qu'avec les diphosphates. Il semble donc bien s'agir d'enzyme(s) scindant les deux liaisons anhydrides, ou peut-être une seule de celles-ci, la plus voisine de la liaison ester.

L'allure générale du phénomène est donc celle d'une absence de spécificité vis-à-vis du nucléoside compris dans le substrat.

Cependant, une certaine réserve s'impose avant d'admettre qu'il s'agisse formellement d'une phosphohydrolase non-spécifique. En effet, si l'on compare les divers mononucléotides aux composés de l'adénosine pris comme référence, on relève souvent des différences dans l'intensité de la réaction, surtout au point de vue interne. Tel a été nettement le cas dans mes observations antérieures sur les œufs non-fixés de souris (cf. DALCQ 1962b, p. 434 *seq.*). Dans la partie vraiment nouvelle de la présente contribution, celle concernant l'exploration des composés de la thymidine, ceux-ci ont paru chaque fois, sur les mêmes œufs et dans des conditions aussi identiques que possible, avoir été hydrolysés plus énergiquement que ceux de l'adénosine employés concurremment dans les mêmes expériences. Il serait à la rigueur possible que le cytoplasme contienne un mélange de granulations douées d'une spécificité rigoureuse ou relative, mais cela paraît peu vraisemblable, vu la similitude qualitative entre les aspects observés tant pour les œufs normaux que pour les œufs centrifugés. D'autre part, on ne peut sans doute exclure que, malgré la fixation, la pénétration des divers substrats ne soit pas rigoureusement égale, ce qui rendrait compte des différences d'intensité. Il convient donc de réserver toute conclusion formelle quant à des spécificités possibles. Par ailleurs, il faut souligner que si la présomption est en faveur d'une phosphohydrolase non-spécifique assez largement répandue dans les cellules ovulaires, il serait exagéré d'y voir une simple phosphatase non-spécifique. Les comparaisons auxquelles j'ai procédé avec les incubations en présence de glycérophosphate me permettent d'être formel à cet égard. Que ce soit en milieu nettement alcalin, sensiblement neutre ou formellement acide, ce substrat n'est pas hydrolysé aux mêmes sites que les mononucléotides. A considérer spécialement la gamme acide des pH, surtout employée dans les expériences décrites ici, on ne peut déceler la phosphatase acide au niveau des sillons de segmentation, et, au sein de cytoplasme, elle n'intéresse qu'une partie des granules assimilables aux DPS (voir DALCQ, 1963, p. 249, et mémoire en préparation).

Jusqu'ici, pareilles investigations cyto-enzymologiques sur les stades très précoces du développement restent assez isolées. Dans le domaine histochimique, on voit apparaître des données relativement comparables. On a notamment décrit dans la peau humaine la déphosphorylation de l'ATP dans la membrane des mélanocytes



et dans les mélanosomes, et cette localisation extra-mitochondriale d'une ATP-ase — dont la spécificité n'a pas été scrutée — résiste à la fixation au formol (BRADSHAW et ALII, 1963). De même, dans le tissu nerveux examiné au microscope électronique, après fixation par certaines aldéhydes, TORACK et BARNETT (1963) ont pu déceler l'hydrolyse de l'ATP et de l'ADP sur la membrane des neurones, celle de l>IDP, du CTP et du GTP dans les éléments golgiens. Ici encore, on hésite entre la pluralité des enzymes et leur absence de spécificité. Dans des cellules nerveuses également, TEWARI et BOURNE (1963), se limitant à l'ATP, signalent la libération du Pi dans les membranes cellulaires et le réticulum endoplasmique. Dans le pancréas du lapin, BARDEN et LAZARUS (1963) ont reconnu, par l'emploi d'inhibiteurs divers et en comparant les divers sites de déphosphorylation, la présence de « polyphosphatases » qui sont topographiquement distinctes des phosphatases alcalines et ne sont pas sans analogie, semble-t-il, avec les enzymes déphosphorylantes à large spectre que je m'efforce d'analyser dans les œufs de muridés. Il est donc indubitable qu'il existe en dehors des mitochondries, où l'on admet l'existence d'ATP-ase spécifique, tout un système d'autres enzymes déphosphorylantes dont l'exploration est à peine commencée.

Pour en revenir à l'objet de la présente contribution, limitée aux très jeunes stades fixés au formol, je devrais discuter d'abord le rôle physiologique des enzymes mises en évidence dans ces conditions, mais je réserverai cette préoccupation pour un autre mémoire (1964) et me bornerai présentement à quelques considérations cytologiques. Elles porteront nécessairement sur les membranes, les particules cytoplasmiques et les activités nucléaires.

Pour les membranes, les documents apportés ici ont un double aspect, positif et négatif. Le fait positif est que la réaction sulcale se manifeste dès le pH 6.3 et atteint une ampleur considérable dans ces conditions d'acidité. Sans doute s'accroîtra-t-elle encore aux pH supérieurs, mais des observations relatives ailleurs montrent que la réaction sulcale ne s'amplifiera pas au-delà d'une certaine limite, tandis que celle des constituants cytoplasmiques gagnera rapidement jusqu'à l'opacité intégrale, dont le stade I a donné plus haut des exemples. C'est là une constatation importante car elle démontre que l'enzyme sulcale doit être différente, au moins au point de vue de sa sensibilité au pH, de celle des DPS.



On aurait pu penser que l'activité survenant dans les sillons dépendait d'une diffusion d'enzyme contenue dans les DPS situés à ce niveau, immédiatement sous le plasmolème du sillon. Il ne paraît pas en être ainsi, tout d'abord parce que cela supposerait au moins un certain remaniement de la molécule protéique, et aussi parce que, dans la dernière expérience relatée, je n'ai pu, malgré l'observation la plus attentive, découvrir le moindre indice favorable à cette hypothèse. De plus, si la réaction sulcale dépendait des DPS, elle serait affectée par la centrifugation, ce qui n'est pas le cas (fig. 15 et 16). Il s'agit donc, selon toute vraisemblance, d'une activité nouvelle propre au plasmolème néoformé au niveau du sillon et mes observations antérieures sur des œufs longuement fixés et lavés m'ont appris que l'enzyme apparaissant à ce niveau est très résistante au formol, ce qui l'individualise davantage.

Le fait négatif est que, dans les résultats décrits ici, la réaction corticale ne s'est jamais manifestée. Son absence s'explique de deux manières. D'une part, cette réaction du cortex non-sulcal requiert une concentration de substrat plus forte, d'autre part, elle a pour activateur principal le  $\text{Ca}^{++}$ , non présent dans les milieux utilisés. J'ai déjà montré (1962c) que ces deux enzymes sont également différentes.

En ce qui concerne les particules cytoplasmiques réagissant positivement, il faut surtout souligner la similitude avec les aspects obtenus précédemment avec les autres mononucléotides. Les quelques documents déjà publiés à ce sujet (DALCQ 1962c, 1963) seront bientôt complétés dans un autre mémoire.

Le point essentiel est que ces granules sont peut-être, en partie, des mitochondries, mais sont sûrement, pour la plus large part, d'autres éléments que j'ai qualifiés de déphosphosomes. D'une manière générale, l'activité déphosphorylante des mitochondries ovulaires est inhibée par le formol, mais il peut en subsister un reliquat donnant lieu à un fin piqueté. Les DPS ne s'en distinguent pas seulement par leur volume, leur densité relative et leur résistance à la formolisation, mais aussi par leur aptitude à former des amas globuleux à structure particulière dont divers exemples ont été décrits ici. Ces amas ne réagissent pas aussi facilement que les DPS isolés. Ils demandent un pH voisin de la neutralité, ou de préférence la dépassant, une concentration suffisante, une

incubation assez prolongée. Leur richesse relative en enzyme paraît inférieure à celle des autres DPS, d'où leur seuil plus élevé. C'est dans l'œuf fécondé qu'on les met le plus aisément en évidence, mais ils existent aussi, moins actifs, dans l'oocyte et aux stades II et IV. Leurs propriétés et leur rôle seront discutés davantage dans le mémoire en préparation. J'ai exposé récemment (1963) les arguments plaçant en faveur de l'idée que les DPS correspondent à des groupes plus ou moins considérables de corps multivésiculaires.

Qu'il s'agisse soit des DPS isolés ou en petits groupes, soit de ces amas considérables, des différences quant à l'abondance et à l'activité de ces éléments s'observent entre divers stades. J'ai déjà signalé ailleurs (DALCQ, 1962c et 1963) le rôle que joue la fécondation et la manière dont la réaction s'éveille au niveau de DPS immédiatement voisins du futur pronucléus ♂. J'ai eu l'occasion d'en donner ici un nouvel exemple, rencontré après incubation dans l'ATP. Une orientation exceptionnellement favorable montre bien le caractère récent de la fécondation, et la localisation exactement périnucléaire des corpuscules actifs.

Une étape m'avait échappé jusqu'ici. Il ne m'avait pas été donné d'établir si l'œuf prêt à être fécondé avait un équipement enzymatique supérieur à celui de l'oocyte. La première observation ici décrite (fig. 1 et 2) a tranché positivement ce point incertain. Le commentaire de ces phénomènes essentiels sera repris dans un cadre plus général.

Quant aux noyaux, ils sont, dans ces expériences, restés pratiquement négatifs et l'on serait tenté d'en conclure à l'absence d'enzyme à leur niveau. Cependant, j'ai signalé ci-dessus, sans en donner l'illustration, dans les oocytes de S 729-30 soumis au TDP, la présence de granules positifs émaillant la surface de la tache germinative. Ce détail ne doit pas, je pense, être sous-estimé, car il se rattache à un ensemble d'observations qui deviennent possibles en augmentant la concentration du substrat. Des aspects nucléolaires analogues se manifestent dans les stades II du rat, où je viens de les décrire (1964).

## RÉSUMÉ

Des oocytes, des œufs vierges et mûrs, des œufs fécondés et des stades II ont été, dans des conditions toujours comparables, fixés

au formol, lavés et incubés en présence de certains mononucléotides: ATP, ADP, UTP, TTP, TDP. Les sites de déphosphorylation ont été décelés sous la forme de PbS.

L'activité enzymatique relative est plus forte dans l'œuf vierge et mûr que dans l'oocyte encore au repos.

Cette même activité s'élève à mesure que l'on approche de la neutralité, et plus encore quand on dépasse celle-ci. Cependant, l'enzyme sulcale se manifeste à un pH plus bas que ne le font les granules cytoplasmiques.

Qualitativement, les aspects obtenus après incubation dans les esters de la thymidine ne diffèrent pas de ceux obtenus avec d'autres tri- ou diphosphates. Cependant, la réaction paraît plus énergique.

La réaction du cytoplasme est due à un résidu éventuel d'activité mitochondriale, à des déphosphosomes isolés et en petits groupes, à de puissants amas de ces corpuscules. La réactivité relative de ces amas est plus faible que celle des déphosphosomes isolés ou modérément groupés.

Dans les conditions de ces expériences, une activité nucléaire ne s'est manifestée que dans la tache germinative des oocytes, dans certaines conditions. D'autres conditions d'expériences amplifient ces constatations et soulèvent un problème d'interprétation dont la discussion a trouvé place dans un mémoire consacré aux mêmes stades précoces du rat (1964).

## SUMMARY

Oocytes, unfertilized mature eggs, fertilized eggs and stage II eggs have been, under exactly comparable conditions, fixed in formol, washed and incubated with the following mononucleotides-ATP, ADP, UTP, TTP, TDP. The sites of dephosphorylation have been revealed in the form of PbS.

The relative enzymic activity is greater in the unfertilized mature egg than in the quiescent oocyte.

This activity increases proportionally on approaching neutrality and beyond. However the furrow enzyme becomes manifest at a pH lower than even the cytoplasmic granules.



Qualitatively, the images obtained with incubation in the thymidine-esters do not differ from those obtained with the other tri- or diphosphates. However the reaction appears more intense.

The cytoplasmic reaction is due to a possible residual activity in the mitochondria, to dephosphosomes single and in small groups and to larger masses of these particles. The relative reactivity of these larger masses is weaker than that of single or small groups of dephosphosomes.

In these experimental conditions, nuclear activity is manifest only in the nucleolus of the oocyte under certain conditions. Other experimental conditions amplify and develop these observations and raise a problem of interpretation, the discussion of which will be found in a paper dedicated to the same early stages in the rat (1964).

### ZUSAMMENFASSUNG

Oozyten (unreife und reife), befruchtete Eier und Zwei-Zellen Stadien wurden, immer unter vergleichbaren Bedingungen, Formalin-fixiert, gewaschen und in Lösungen einiger Mononucleotiden (ATP, ADP, UTP, TTP, TDP) inkubiert. Die Schauplätze der Dephosphorylierung wurden mittelst der PbS-Technik determiniert.

Die relative enzymatische Aktivität ist stärker im reifen aber unbefruchteten Ei als in dem ruhenden Oozyten.

Diese selbe Aktivität wächst wenn das pH zur Neutralität ansteigt und noch mehr, wenn es die Neutralität überschreitet. Jedoch wird das Enzym der Furchen bei einem niedrigeren pH aktiv als die zytoplasmatischen Granula.

Die Bilder, die man nach der Inkubation in Thymidin-Estern beobachten kann, sind qualitativ nicht verschieden von denen, die man mit anderen Di- oder Tri-phosphaten erhält. Jedoch ist die Reaktion etwa stärker. Die Reaktion im Zytoplasma ist durch eine etwaige residuelle Aktivität der Mitochondria, durch Dephosphosomen, sei es isolierte oder in begrenzten Gruppen vereinigte, und auch durch wahre Ballen von diesen Körperchen verursacht. Die relative Reaktivität dieser Granula-Ballen ist immer schwächer als die der einzelnen oder in kleineren Gruppen auftretenden Dephosphosomen.



Während dieser Experimente, wurde eine Aktivität im Kern nur im Keimfleck der Oozyten, und nur unter gewissen Bedingungen, beobachtet. Andere Experimente zeigen ähnliche Ergebnisse für Stadien der Teilung; ihre Deutung wird in einer Arbeit über die selben frühen Stadien bei der Ratte (1964) diskutiert.

### TRAVAUX CITÉS

- BANKOWSKI, Z. et VORBRÖDT, A. 1962. *Recherches histochimiques sur l'activité des enzymes hydrolysant l'acide adénosinetriphosphorique, l'acide adénosinemonophosphorique et le glycérphosphate dans les noyaux cellulaires du foie et du thymus du rat.* Ann. Histochem., 7: 31-42.
- BARDEN, H. et LAZARUS, S. S. 1963. *Histochemical characteristics of adenosine triphosphate dephosphorylating enzymes in rabbit pancreas.* J. Histochem. Cytochem., 11: 578-589.
- BRADSHAW, M., WACHSTEIN, M., SPENCE, J. et ELIAS, J. M. 1963. *Adenosine triphosphatase activity in melanocytes and epidermal cells of human skin.* J. Histochem. Cytochem., 11: 465-473.
- DALCQ, A. M. 1959. *La localisation cytochimique de l'adénosinetriphosphatase dans les œufs des mammifères et sa relation avec leur organisation morphogénétique.* Bull. Acad. Roy. Méd. Belg., 6<sup>e</sup> Sér. 24: 825-901.
- 1961. *Les localisations des sites de déphosphorylation dans l'œuf de quelques mammifères et dans ceux d'un lamellibranche.* Bull. Soc. Zool. France, 86: 437-459.
- 1962a. *Les aspects du précipité argentique observés après application de la méthode de v. Kossa-Barger à des œufs de souris, fixés et incubés dans l'ATP (avec un amendement à la méthode argentique).* Histochemie, 2: 402-422.
- 1962b. *Etudes cyto-enzymologiques sur les œufs vivants de souris incubés en présence d'ATP et d'autres mononucléotides.* Arch. Biologie (Liège), 73: 405-444.
- 1962c. *Localisation et évolution des phosphatases aux premiers stades du développement.* Bull. Acad. Méd. Belg., 7<sup>e</sup> Sér., 2: 573-614.
- 1963. *The relation to the lysosomes of the in vivo metachromatic granules in.* Ciba Foundation Symposium on Lysosomes, 226-263. Edit. A. R. V. de Reuck and Margat. Cameron; Churchill, London.
- 1964. *Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés du rat.* Arch. Biologie (Liège), 75: 253-280.

- GOLARZ, N. and BOURNE, G. H. 1961. *Induction and accentuation of phosphatase activity in the nucleoli of muscle nuclei by denervation and injected nucleotides*. Exp. Cell Res., 25: 691-693.
- TEWARI, H. B. and BOURNE, G. H. 1963. *Histochemical studies on the distribution of adenosine triphosphatase in the trigeminal ganglion cells of the rat*. J. Histochem. Cytochem., 11: 511-519.
- TORACK, R. M. and BARNETT, R. J. 1963. *Nucleoside phosphatase activity in membranous fine structures of neurons and glia*. J. Histochem. Cytochem., 11: 763-772.
- WACHSTEIN, M., MEISEL, E. et NIEDZWIEDZ, A. 1960. *Histochemical demonstration of mitochondrial ATP-ase with the lead-adenosine triphosphate technique*. J. Histochem. Cytochem., 8: 387-388.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### PLANCHE I

#### FIG. 1 et 2.

S. 700. Comparaison entre un oocyte au repos (fig. 1) et un oocyte de 2<sup>e</sup> ordre (fig. 2). Cas de l'IDP

#### FIG. 3 à 5.

S. 710-711. Œufs fécondés et stade II incubés dans l'ATP au pH 6.3.

#### FIG. 6.

S. 714. Œuf encore en maturation, avec réaction discrète, mais avérée des fibres fusoriales (*flèche*), après incubation dans l'ATP

#### FIG. 7.

S. 714. Réaction de fécondation mise en évidence par l'ATP. *a*, Vue générale de l'œuf, avec tout le trajet du spermatozoïde (*4 flèches*) et la réaction près de sa tête (*demi-cercle*); on devine les alvéoles corticaux et des endroits où leur matériel franchit le plasmollemme. *b*, Plan optique légèrement différent qui montre la partie non engagée du flagelle (*flèche*) et les DPS positifs surmontant le noyau spermatique (*seconde flèche*). — N.B.: La figure *a*, par erreur, subi une rotation de 90° par rapport à la figure *b*.

#### FIG. 8.

S. 729-730. Oocyte incubé 2 h 30 min dans le TTP; examen retardé; *a*, en éclairage ordinaire; *b*, en Cph; 2 flèches pointent vers des granules accompagnés d'une vésicule claire.

#### FIG. 9.

Mêmes ♀. Œuf fécondé traité avec l'oocyte précédent; *a*, éclairage ordinaire; *b*, Cph.

## PLANCHE II

## FIG. 10.

Mêmes ♀. Autre œuf fécondé, également incubé dans le TTP. *a*, en éclairage ordinaire, avec *flèche* sur le principal amas de DPS; *b*, en Cph.

## FIG. 11.

Mêmes ♀. Un oocyte et un œuf fécondé incubés 3 h 30 min dans le TTP. Examen retardé; éclairage ordinaire.

## FIG. 12.

Mêmes ♀. Oocyte incubé 3 h 30 min dans le TTP. *a*, en éclairage direct, avec *flèches* sur deux amas de DPS; *b*, Cph, avec *flèches* sur les amas, mieux perceptibles, de DPS; *c*, en FN (Heine).

## FIG. 13.

Mêmes ♀. Œuf fécondé et incubé dans le même milieu; *a*, en éclairage direct; *b*, en FN au même niveau optique. *Flèches* sur trois des amas de DPS.

## FIG. 14.

Mêmes ♀. Œuf fécondé incubé dans l'ATP pendant 2 h 30 min. *a*, vue générale; *b*, détail des granules en Cph. Les *flèches* indiquent des groupes de DPS.

## FIG. 15.

S. 727-728. Œufs fécondés et stades II préalablement centrifugés et incubés ensemble dans le TTP.

## FIG. 16.

Mêmes ♀. Autre comparaison entre un œuf indivis et un stade II, tous deux centrifugés et incubés ensemble dans le TTP; tassement net des granules dans l'œuf indivis, non perceptible, dans le stade II (orientation ?) où se montre une puissante réaction sulcale débordant vers les globules polaires.

## PLANCHE III

## FIG. 17.

Mêmes ♀. Stades I centrifugés et incubés; *a*, dans le TTP; *b*, dans l'ATP. Les *flèches* indiquent la direction centrifuge.

## FIG. 18.

Mêmes ♀. Oocyte incubé dans ATP. *a*, *b*, *c*, trois niveaux optiques de plus en plus profonds, Cph; en *a*, *flèches* sur deux empreintes choriales de cellules folliculeuses et d'autre part garniture corticale de grains de divers calibres.

## FIG. 19.

S. 731 à 734. Incubation prolongée 3 h 30 min dans le TTP au pH 6.3. En haut, craquelure accidentelle dans la membrane.

## FIG. 20.

Mêmes ♀. Autre œuf, en Cph.

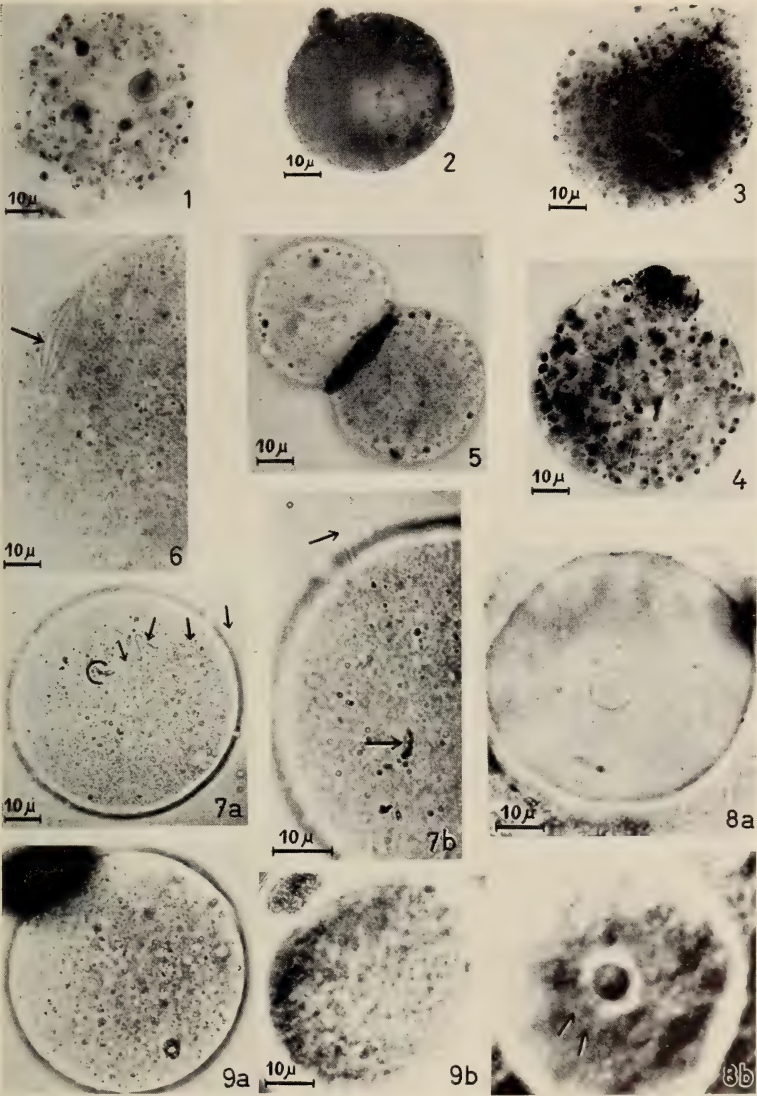
## FIG. 21.

Mêmes ♀. Trois des œufs incubés dans le TTP au pH 7.5, *a* et *b* Cph; *c* = FN (Heine).

## FIG. 22.

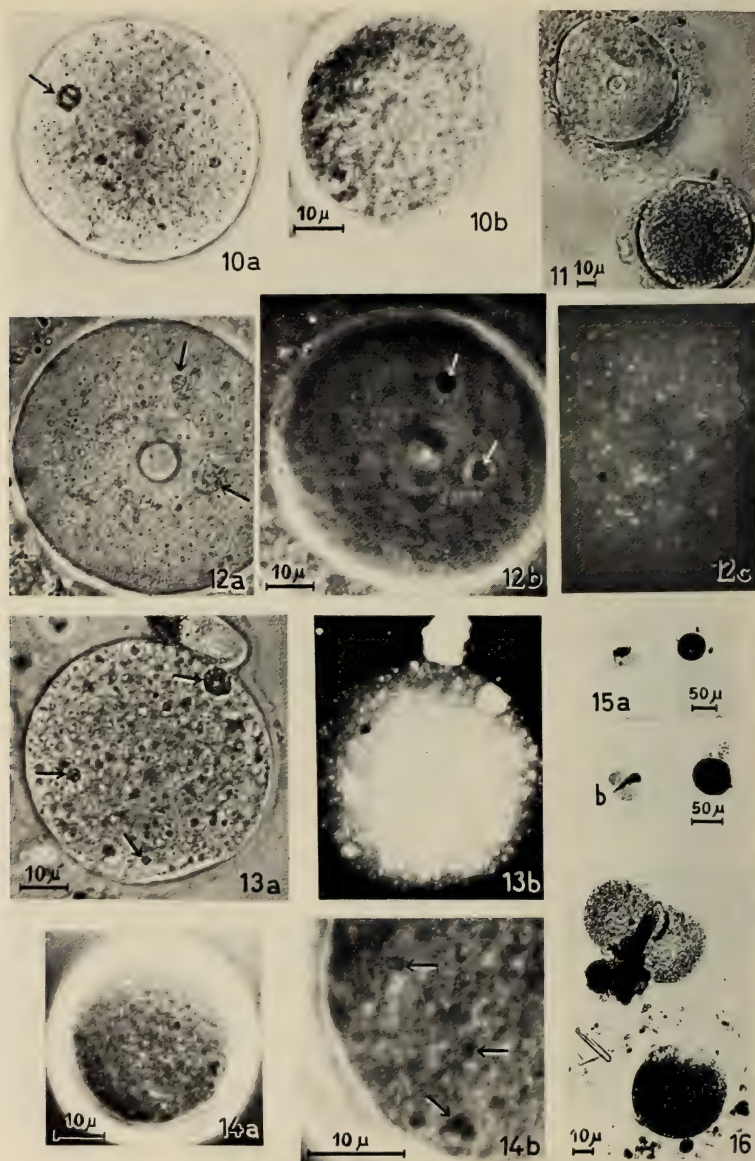
Mêmes ♀. Incubation dans le TDP au pH 7.5. Cph.

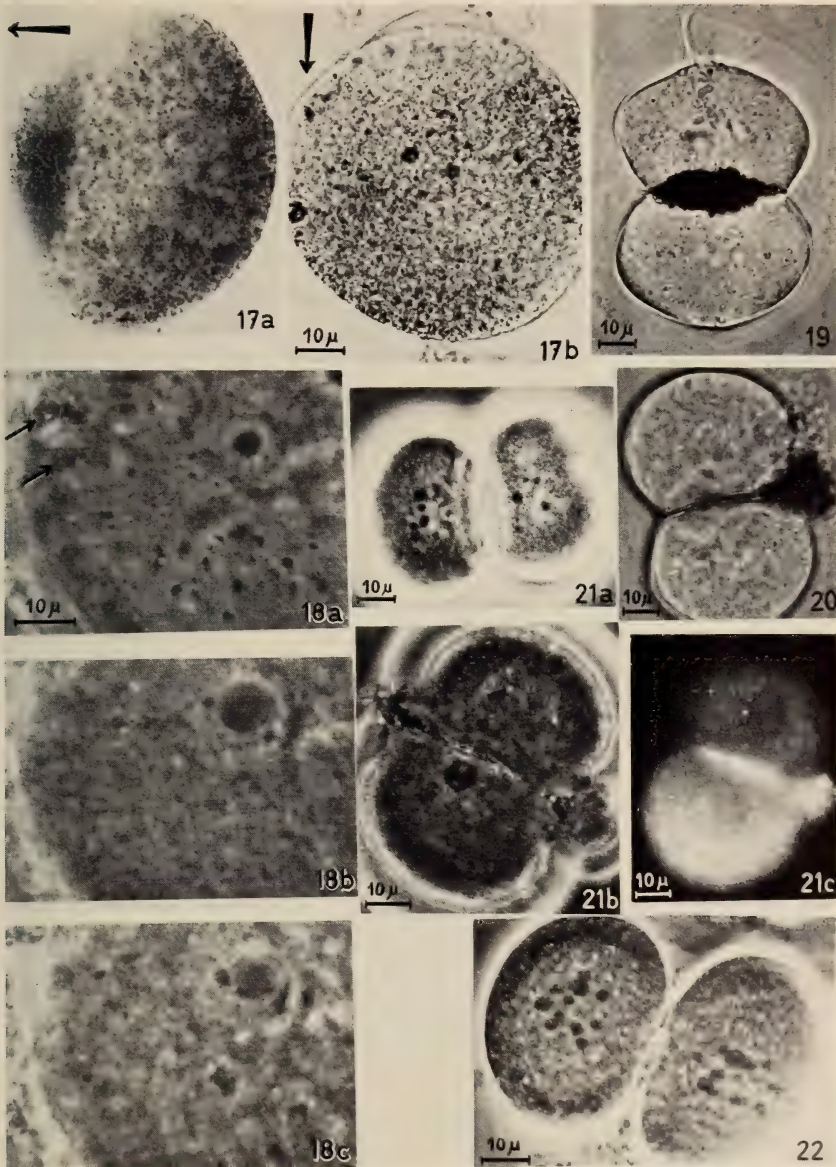




Légendes voir p. 57-58









Modifications expérimentales du caryotype  
chez un Amphibien Urodèle  
(*Pleurodeles waltlii* Michah.)  
par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire

par

L. GALLIEN, M. LABROUSSE, B. PICHERAL, J. Cl. LACROIX <sup>1</sup>

Laboratoire d'Embryologie — Faculté des Sciences  
9, quai Saint-Bernard, Paris 5<sup>e</sup>

Avec 11 figures dans le texte.

## INTRODUCTION

Les interventions expérimentales sur l'œuf des Amphibiens destinées à modifier le caryotype, ont été jusqu'à une époque récente limitées à la production de germes hétéroplœides. Chez ceux-ci le nombre diploïde ( $2n$ ) normal des chromosomes est dévié par diminution d'un lot ou l'adjonction de lots entiers ( $n$ ) de chromosomes. On réalise ainsi l'haploïdie ou divers degrés de polyploidie. Il est possible également — aneuploïdie — d'ajouter ou de supprimer non plus un lot de chromosomes mais seulement un ou plusieurs chromosomes (rev. in FANKHAUSER 1945 et GALLIEN 1953).

L'application au cours des récentes années de techniques nouvelles à l'analyse caryotypique, a permis d'observer des remaniements intéressant les chromosomes eux-mêmes. Ces remaniements se manifestent essentiellement par des cassures, des délétions

---

<sup>1</sup> Article publié en hommage à la Mémoire du Professeur Emile Guyénot.



et des translocations. Leur effet se traduit au cours du développement embryonnaire par des perturbations du développement, des hypomorphoses, généralement létales.

Chez *Rana pipiens*, au cours de transplantations en séries de noyaux embryonnaires, KING et BRIGGS (1956) signalent chez trois des quatorze clones suivis de noyaux donneurs, la présence de quelques petits chromosomes en anneau (ring chromosomes). BRIGGS, KING et DI BERARDINO (1960) ont par la suite confirmé ces observations. HENNEN (1963) transplante des noyaux diploïdes de blastulas de *Rana pipiens* dans l'œuf de *Rana sylvatica*. Après 10 à 12 divisions dans le cytoplasme étranger de *sylvatica*, les noyaux fils de la blastula dont le développement est bloqué et qui ont pour origine le noyau initial, sont transplantés dans un œuf de *pipiens*. Dans ces conditions des aberrations affectant les chromosomes sont produites (ring chromosomes, minute chromosomes). Certains germes sont aneuploïdes pour un ou deux chromosomes. MARKERT et URSPRUNG (1963), obtiennent également des fragmentations de chromosomes chez les embryons de *Rana pipiens* provenant d'œufs dans lesquels des extraits de protéines, préparés à partir de noyaux de foie d'adulte de cette espèce, ont été injectés.

Deux groupes d'interventions sur l'œuf du triton *Pleurodeles waltlii* ont permis d'obtenir des anomalies du caryotype: par irradiation de l'œuf (GALLIEN, LABROUSSE, LACROIX, 1963), dans la greffe nucléaire (GALLIEN, PICHERAL, LACROIX, 1963).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

A partir du stock de Pleurodèles élevés au Laboratoire (GALLIEN 1952), il est facile d'obtenir régulièrement des pontes naturelles, ou des œufs vierges et ultérieurement d'élever des larves. Les références aux stades du développement se rapportent à la table chronologique de GALLIEN et DUROCHER (1957).

### *Techniques caryologiques.*

Le Pleurodèle compte 24 chromosomes (GALGANO 1933, WICKBOM 1945, BEETSCHEN et JAYLET 1961). Le but de notre travail exigeait au départ l'établissement d'un caryotype basé sur des données numériques précises.

Il est reconnu que l'examen des chromosomes au stade prométaphasique et leur étalement dans le même plan, constituent les conditions les plus adéquates pour procéder aux mensurations des chromosomes et à la définition d'un caryotype.

Ces conditions sont réalisées grâce à une technique mise au point par CALLAN et LLOYD (1960). Pour le Pleurodèle, après prétraitement à la colchicine (0,5%) et fixation des germes, on procède à la dissociation et à l'écrasement de lames épidermiques prélevées sur ces germes: bourgeon caudal ou jeune larve au moment de l'éclosion (stade 34). Les chromosomes sont ensuite colorés à l'orcéine. Dans les préparations ainsi réalisées, chacune des mitoses présente, étalé, tout le stock chromosomique. Ce dernier est photographié. Les chromosomes entiers, les éléments fragmentaires ou réassociés sont alors découpés individuellement sur photographie pour constituer un caryotype.

Il faut noter que la colchicine entraîne une modification des longueurs et du rapport des longueurs des chromosomes. Cependant son utilisation permet, outre l'obtention de stades prométaphasiques, l'accumulation de mitoses, avantage non négligeable. Dans nos expériences il s'agit en effet, souvent à partir d'un prélèvement limité de tissu épithélial, d'analyser le caryotype d'individus irradiés, hypomorphes ou hétéropléides.

*Interventions expérimentales:* Deux modes opératoires ont été utilisés.

a) *Irradiation par les rayons  $\gamma$ :* Les œufs non dégangués sont déposés par groupes de 15 dans un tube à essai contenant un volume d'eau de 5 ml. Le tube est ensuite introduit dans la bombe au cobalt, génératrice de rayons  $\gamma$ . Après divers essais, l'intensité du rayonnement retenue fut de  $0,5 \cdot 10^{18}$  eV par centimètre cube et par heure, intensité calculée avec le dosimètre de Fricke (oxydation du sulfate ferreux en milieu  $H_2SO_4$ , 0,8 n, pour  $G = 15,6$ ). Les irradiations ont duré 30 sec., 1 min., 2 min., selon les lots. Elles sont administrées pendant une des étapes principales de la fécondation, dont l'ensemble s'étend sur 6 heures (LABROUSSE 1959).

b) *Greffes nucléaires:* Les techniques sont inspirées de celles décrites par BRIGGS et KING (1957) et SIGNORET, BRIGGS et HUMPHREY (1962). Les œufs destinés à recevoir un noyau par greffe nucléaire, sont obtenus à partir d'une femelle à maturité sexuelle,

mais vierge, dont la ponte est provoquée par injection d'hormone gonadotrope hypophysaire. L'œuf récepteur est activé par la décharge d'un condensateur, puis soumis à un flux de rayons ultraviolets qui détruit le pronucleus femelle. (SIGNORET et FAGNIER, 1962 — SIGNORET et PICHERAL, 1962).

Le noyau qui sera greffé est fourni par une cellule provenant d'un germe dont on assure préalablement la dissociation des blastomères. La transplantation est effectuée au micromanipulateur. Selon les cas, diverses variantes ont été introduites dans nos expériences.

Pour les deux groupes d'interventions, les embryons qui survivent au traitement initial sont élevés. Dans les meilleurs cas, ils arrivent à se nourrir, effectuent leur métamorphose et parviennent à l'état adulte. Ceux qui présentent des altérations chromosomiques marquées, ne survivent pas après la prise de nourriture, ils montrent souvent de sévères hypomorphoses. Ils sont sacrifiés entre les stades 22 (bourgeon caudal) et 34 (éclosion). Cependant pour certains de ces embryons, la technique de la greffe en parabiose avec un partenaire diploïde normal a été utilisée. Cette technique assure une survie suffisante pour apprécier, chez l'individu traité, les conséquences morphologiques des aberrations chromosomiques induites.

## RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

### I. — CARYOTYPE DU PLEURODÈLE

Dans la définition du caryotype (fig. 1), trois critères sont utilisés: taille relative, indice centromérique, présence ou absence de satellites.

*Taille relative*: Les chromosomes du caryogramme sont classés par ordre de taille décroissant. Une différence de taille très sensible entre les chromosomes (4) et (5) d'une part, (8) et (9) d'autre part, (tableau I), permet une répartition pratique en trois groupes (I-II-III) de 4 éléments.

Il faut noter qu'à l'intérieur de ces groupes les différences de taille entre certains chromosomes sont peu marquées. Par ailleurs l'action de la colchicine, nous l'avons noté, modifie les longueurs. Il résulte de ceci que la classification ainsi établie peut ne pas correspondre exactement à celle mise en évidence sur les chromo-

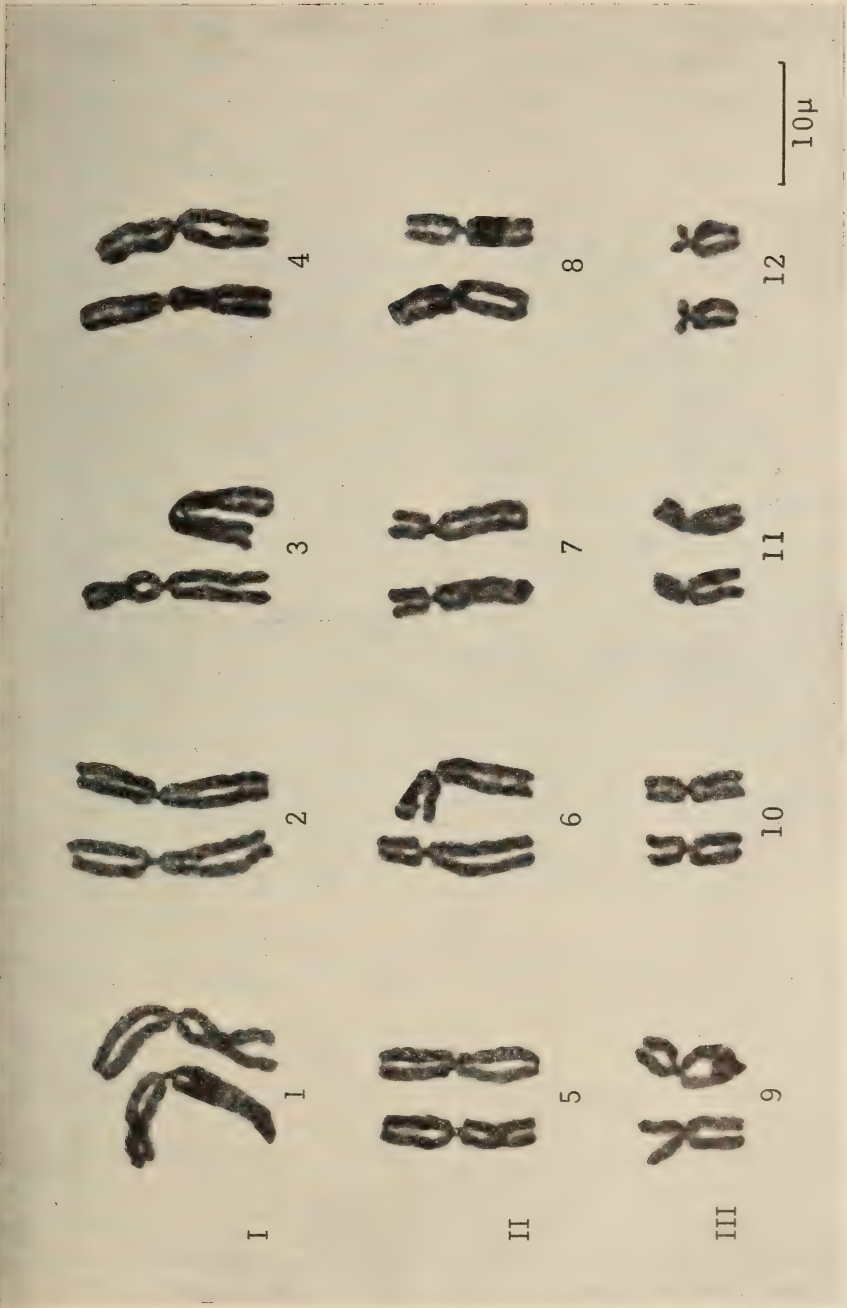


FIG. 1.  
Caryotype d'une prométaphase diploïde normale de *Pleurodeles waltlii*.



somes en écouvillon (*lampbrush*) des oocytes. CALLAN et LLOYD (1960) ont reconnu cette possibilité pour *Triturus cristatus*. L'étude des chromosomes en écouvillon du Pleurodèle par l'un de nous permettra éventuellement de préciser l'ordre exact des chromosomes.

Afin de comparer les anomalies chromosomiques chez un même individu et entre individus différents, nous avons défini la taille relative des chromosomes par rapport au chromosome (5) en donnant à ce dernier la valeur arbitraire de 100 unités.

*Indice centromérique* : Il représente ici le rapport : longueur du bras long/longueur totale du chromosome.

*Satellites* : Deux chromosomes présentent des satellites (fig. 2). Il s'agit du chromosome (3) dont le satellite est présent sur le bras court et du chromosome (11) portant le satellite sur le bras long. Les satellites ne sont pas toujours identifiables dans les préparations.

### *Analyse du caryotype.*

Les données relatives au caryotype sont présentées dans le tableau I et la figure 1. Les chromosomes sont classés par ordre de longueur décroissante. L'analyse des aberrations chromosomiques obtenues dans les interventions expérimentales a été faite par référence à ce caryotype.

TABLEAU I.

*Valeurs moyennes des paramètres du caryotype chez le Pleurodèle*<sup>1</sup>

Groupe I	Chromosome	1	2	<u>3</u>	4
	Taille relative	134 (23)	123 (18)	121,5 (22)	115 (23)
	Indice	0,53 (21)	0,58 (19)	0,52 (19)	0,54 (21)
Groupe II	Chromosome	5	6	7	8
	Taille relative	100	92 (33)	86,5 (35)	82,5 (31)
	Indice	0,52 (41)	0,70 (32)	0,71 (33)	0,55 (31)
Groupe III	Chromosome	9	10	<u>11</u>	12
	Taille relative	65,5 (28)	60 (34)	57 (32)	41 (32)
	Indice	0,56 (32)	0,58 (37)	0,64 (33)	0,75 (28)

<sup>1</sup> Les chiffres mis entre parenthèses indiquent le nombre de mensurations effectuées. Les chromosomes 3 et 11 porteurs d'un satellite sont soulignés.

*Groupe I*: chromosomes (1) (2) (3) (4).

C'est dans ce groupe que les variations de taille et d'indice centromérique ont leur plus grande amplitude. Si dans les meilleurs cas, l'identification individuelle est possible, il arrive que celle-ci peut être délicate, en particulier lorsque le satellite du chromosome (3) n'est pas décelable.

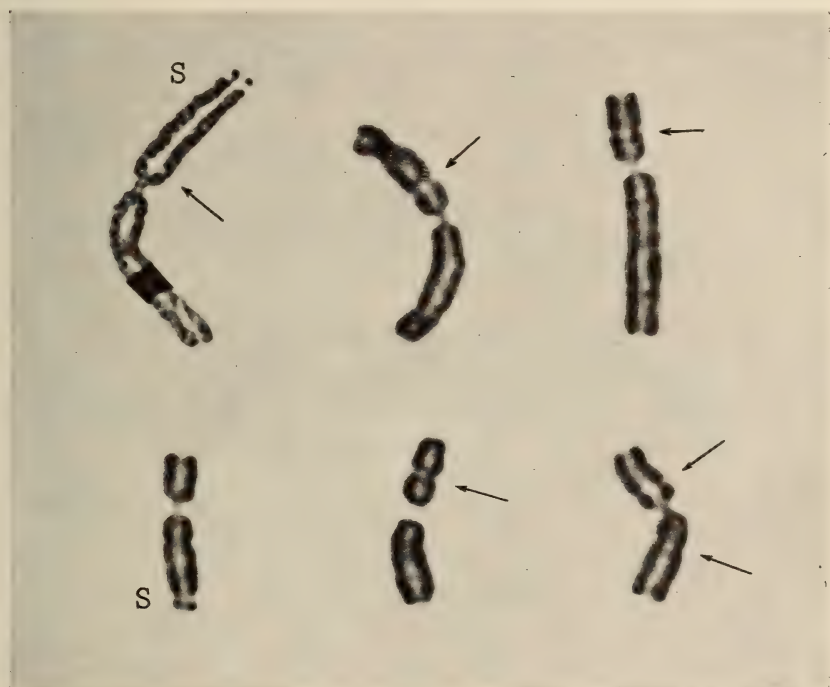


FIG. 2.

Les 2 chromosomes à satellite (S) et exemples de constrictions sur divers éléments du caryotype (flèches).

*Groupe II*: chromosomes (5) (6) (7) (8).

Les éléments de ce groupe sont aisément identifiables. Cependant les chromosomes (6) et (7) de taille et d'indice centromérique voisins peuvent être difficiles à classer l'un par rapport à l'autre.

*Groupe III*: chromosomes (9) (10) (11) (12).

L'identification des chromosomes de ce groupe est généralement facile même lorsque le satellite du (11) n'est pas décelable.

Au cours de l'analyse de nos préparations, nous avons pu observer dans certaines mitoses des constrictiones autres que celles intéressant les satellites. Une analyse systématique des constrictiones reste à faire. On peut cependant noter quelques observations. Ces constrictiones intéressent, d'après l'ensemble de nos préparations, la plupart des chromosomes. Pour un chromosome donné leur position paraît constante. Les constrictiones peuvent se trouver à différents niveaux des chromosomes, cependant la majorité de celles que nous avons détectées sont situées au voisinage du centromère (fig. 2).

## II. — EFFETS DES RAYONS $\gamma$ APPLIQUÉS A L'ŒUF

Les irradiations appliquées comme il est indiqué ci-dessus ont donné les résultats présentés dans le tableau II.

TABLEAU II.

*Résultats généraux de l'irradiation de l'œuf de Pleurodèle par les rayons  $\gamma$ .*

Nombre d'œufs irradiés	Létalité précoce  St. 24	Hypomorphoses létales			Larves d'apparence normale  St. 34
		Anen-céphalie  St. 24 à 34	Micro-céphalie  St. 24 à 34	Anomalies diverses (branchies-tête-œdème) St. 30 à 34	
529	389	29	29	12	70
	Non étudiés	70 (embryons étudiés)			Mis en élevage

Ce sont les 70 germes hypomorphes: anencéphales (29), micro-céphales (29) ou présentant diverses anomalies (12), dont le caryotype a été analysé. Les individus morts avant le stade 24 n'ont pas été étudiés, les larves d'apparence normale ont été mises en élevage.

Les embryons ont été sacrifiés lorsque les signes de létalité manifestes, indiquaient la mort probable du germe. Le moment de la fixation est exprimé par le stade évolutif de référence. Le stade 24 correspond au bourgeon caudal jeune. L'embryon a sensiblement 100 heures, sa longueur 3,8 à 4 mm. Les stades 24 à

34 couvrent les diverses étapes du bourgeon caudal, jusqu'à l'éclosion (st. 34). Lors de celle-ci les embryons ont 264 heures et mesurent 11,1 mm.

L'ensemble des aberrations chromosomiques observées est assez homogène. L'analyse de cas concrets choisis parmi les plus représentatifs permet de caractériser les aspects majeurs des anomalies reconnues dans cette série expérimentale.

*Embryon 10/S III-6: (fig. 3).*

Irradiation pendant 1 min. de l'œuf, 5 h. 30 après la ponte, soit au moment de la première mitose de segmentation. Fixation au stade 28; l'embryon est microcéphale, il présente de l'œdème et des débuts de nécrose. Le tableau III résume les diverses observations faites.

TABLEAU III.

*Caractères des métaphases de l'embryon 10/S III-6.*

Nombre de métaphases analysables	Nombre de métaphases à 22 chromosomes (2n-2)	Nombre de métaphases à 23 chromosomes (2n-1)	Nombre de métaphases à 23 chromosomes dont un dicentrique
11	2	7	2
	perte de deux chromosomes	perte de un chromosome	délétion terminale et translocation
	22 centromères présents	23 centromères présents	24 centromères présents

Pour l'une des deux mitoses à 23 chromosomes avec dicentrique, celui-ci (fig. 3) résulte de la translocation, après délétion terminale, d'un chromosome (7) sur un chromosome (1). L'analyse des mensurations montre que le dicentrique est formé par le bras court de l'un des chromosomes (7), qui a subi une cassure de son bras long près du centromère, et par le bras long d'un chromosome (1), dont le bras court s'est cassé également près de son centromère. La déficience intéresse 89 unités relatives. La seconde mitose étudiée présente un dicentrique qui comporte le même fragment du chromosome (7). Son complément est un élément du groupe I: (1) ou (3).



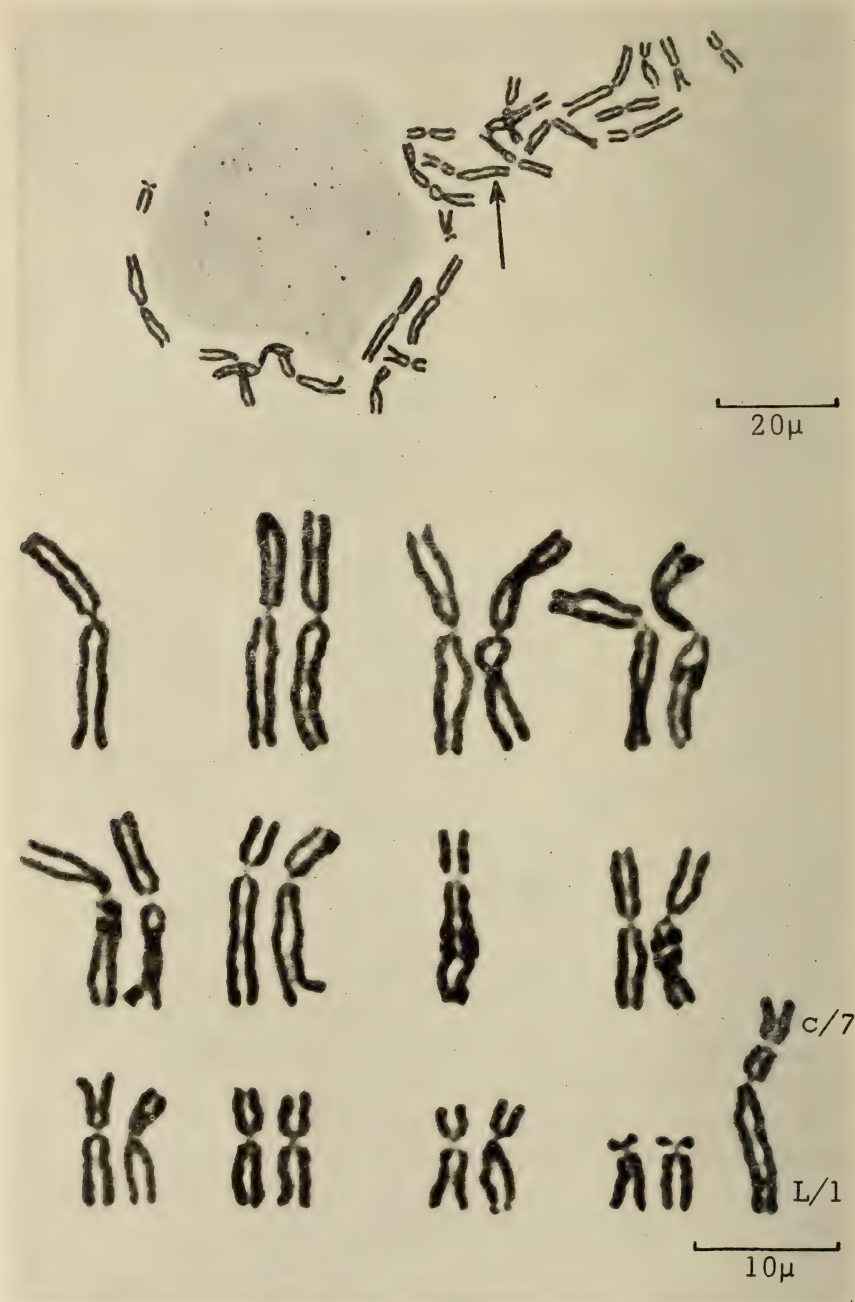


FIG. 3.

Plaque prométaphasique et caryotype correspondant, chez l'embryon 10/S III-6. — Vingt-trois chromosomes dont 1 dicentrique (flèche); C/7: bras court d'un (7); L/1: bras long d'un (1).

Parmi les 7 mitoses comptant 23 chromosomes, sans dicentrique, cinq ont pu être analysées. Dans un cas, il s'agit de la perte d'un chromosome (7). Pour les quatre autres cas, c'est un chromosome du groupe I qui est absent: (1) ou (3).

*Embryon 6/S III-4: (fig. 4 et 5).*

Irradiation pendant 2 min. de l'œuf, 2 h. 30 après la ponte (migration des pronuclei). Fixation à l'éclosion (st. 34). L'embryon montre une atrophie branchiale, de l'œdème. Les éléments de l'analyse du caryotype sont présentés dans le tableau IV.

TABEAU IV.

*Caractères des métaphases de l'embryon 6/S III-4.*

19 métaphases analysables, toutes à 23 chromosomes	
Perte d'un chromosome (2n-1)	Présence d'un dicentrique
8 métaphases 23 centromères présents	11 métaphases 24 centromères présents

Les 8 métaphases comptant 23 chromosomes (2n-1), résultent de la perte d'un chromosome (12). Pour les mitoses présentant un dicentrique, il s'agit dans les onze cas observés d'une délétion et d'une translocation aboutissant à la soudure de deux éléments du groupe III. Dans dix de ces cas, l'un des constituants du dicentrique est un chromosome (12). Six de ces métaphases ont permis la détermination du complément de (12). Pour deux d'entre elles (fig. 4) le dicentrique résulte de la soudure de (11) et (12). La région télomérique du bras court du (12) est soudée au bras court du (11), cassé près de son centromère. Les mensurations de la région inter-centromérique indiquent la présence d'une courte délétion, de 10 unités relatives. Dans les quatre autres métaphases (fig. 5), le dicentrique résulte de la soudure de (9) et de (12). La région télomérique du bras court du (12) est soudée au bras court du (9), cassé près de son centromère. Le phénomène est associé à une délétion de 27 unités relatives.

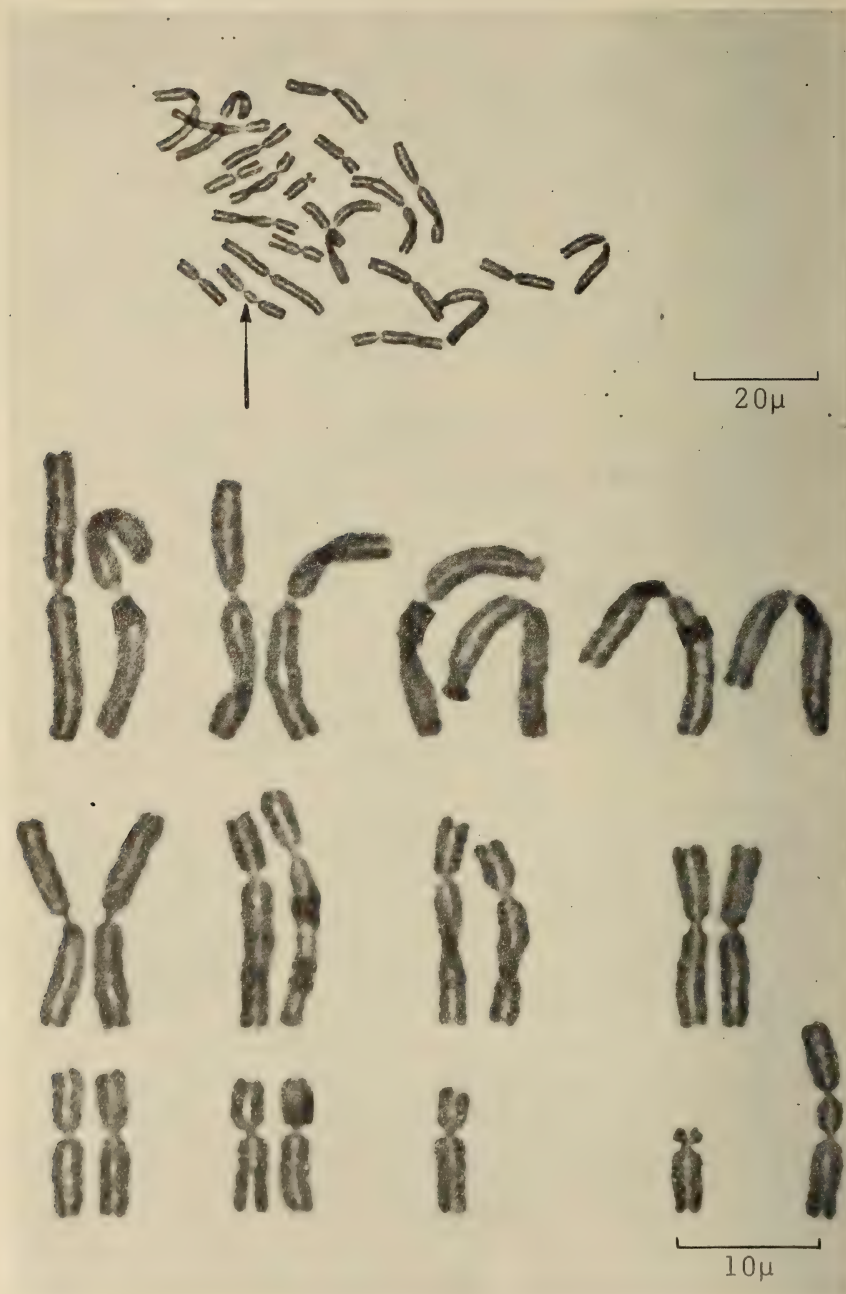


FIG. 4.

Embryon 6/S III-4. Plaque prométaphasique et caryotype à 23 chromosomes dont 1 dicentrique (flèche). La soudure se réalise entre les deux chromosomes (11) et (12).

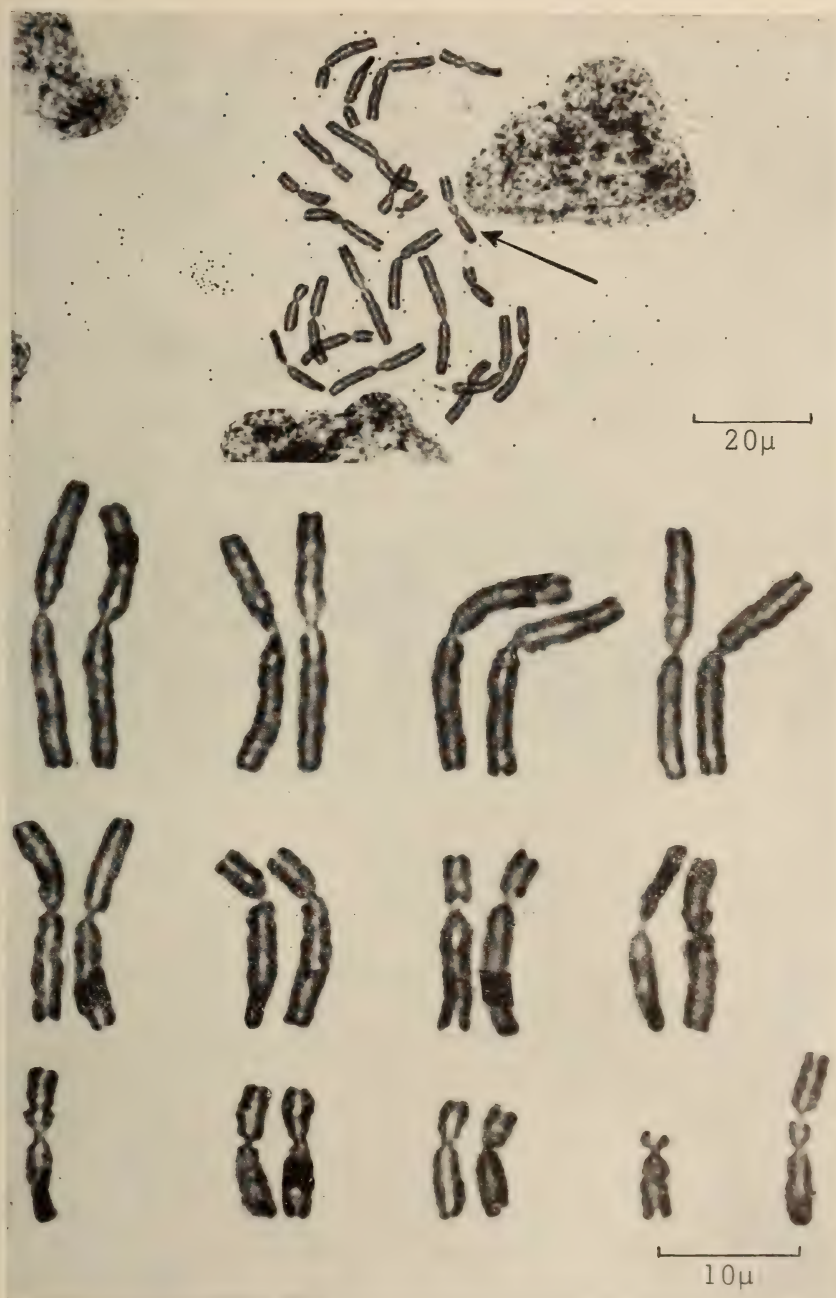


FIG. 5.

Embryon 6/S III-4. Mêmes caractéristiques que fig. 4. — Le dicentrique dans ce cas est formé par les deux chromosomes (9) et (12).



*Embryon 15/S I-2: (fig. 6)*

Irradiation pendant 30 sec. de l'œuf, 4 heures après la ponte (accolement des pronuclei). Fixation à l'âge de huit jours. La microcéphalie était forte. L'état du développement correspondait sensiblement au stade 30 d'un témoin. Le tableau V résume les observations sur le caryotype.

TABLEAU V.

*Caractères des métaphases de l'embryon 15/S I-2.*

15 métaphases analysables	
Normales à 24 chromosomes (2n)	24 chromosomes dont un fragment télacentrique
7	8

Le fragment télacentrique résulte de la cassure du bras court d'un chromosome (8) près de son centromère. Les valeurs en unités relatives du bras du télacentrique (moyenne 44,8) correspondent à celles calculées (45,2) pour le bras long du chromosome (8).

### III. — ABERRATIONS DU CARYOTYPE DANS LA GREFFE NUCLÉAIRE

C'est au cours d'expériences de transplantation nucléaire que des aberrations chromosomiques ayant été incidemment décelées, une analyse des phénomènes fut entreprise systématiquement.

Les embryons étudiés ont été obtenus dans diverses conditions où furent pratiquées les transplantations de noyau. Ceux-ci sont diploïdes, triploïdes, tétraploïdes. Ils ont pour origine des blastulas, gastrulas, neurulas. Ils ont été greffés dans un œuf énucléé ou non. Au total 110 larves ont été retenues. Pour 16 d'entre elles qui étaient hypomorphes et manifestaient leur létalité au voisinage de l'éclosion, des aberrations chromosomiques ont été découvertes. Nous les caractérisons par l'étude de cas concrets représentatifs.

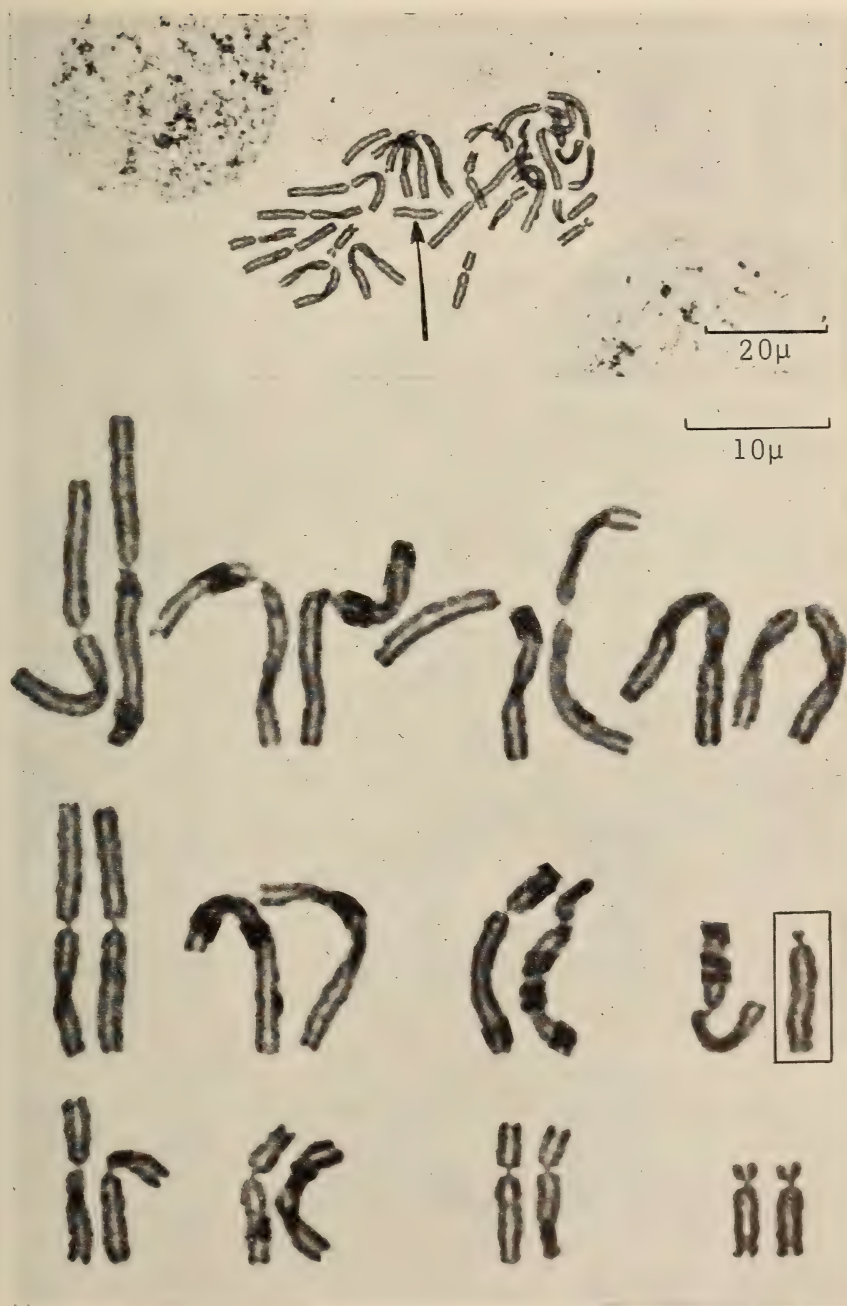


FIG. 6.

Plaque prométaphasique et caryotype de l'embryon 15/SI-2. Vingt-quatre chromosomes dont 1 fragment télacentrique. Le chromosome aberrant résulte de la cassure du bras court d'un (8) près du centromère.

*Embryon 504 B: (fig. 7)*

Noyau gastruléen diploïde prélevé au stade embryonnaire 8b (gastrula) transplanté dans un œuf vierge, énucléé aux rayons U.V. Le germe évolue jusqu'au stade 33. La constitution de base de l'individu est tétraploïde, mais présente des anomalies.

L'état tétraploïde rencontré assez fréquemment dans ces transplantations résulte vraisemblablement, comme BRIGGS et KING (1957) l'on suggéré, d'œufs chez lesquels le lot diploïde de chromosomes transplantés se divise sans être suivi d'une cytotidérèse. L'ensemble des observations est présenté dans le tableau VI.

TABLEAU VI.

*Caractères des métaphases de l'embryon 504 B.*

Neuf métaphases analysables				
Normales	Anormales	Nombre de fragments acentriques	Nombre de fragments télacentriques	Dicentrique
2	4		2-2-1-1	
	1	1	1	
	1	1		
	1		1	1

La mitose présentant un dicentrique compte 47 chromosomes dont un petit fragment télacentrique (fig. 7a) et un dicentrique (fig. 7b).

L'analyse révèle que le fragment télacentrique qui a une valeur de 27 unités relatives, a pour origine un chromosome (7) ayant subi près du centromère une cassure au niveau du bras long. La délétion correspond à 58 unités. Le chromosome dicentrique résulte de la soudure d'un chromosome (6), dont le bras long est cassé près du centromère et d'un chromosome (7) ayant subi une cassure du bras court près du centromère. Cette association s'accompagne d'une perte de 71 unités relatives.

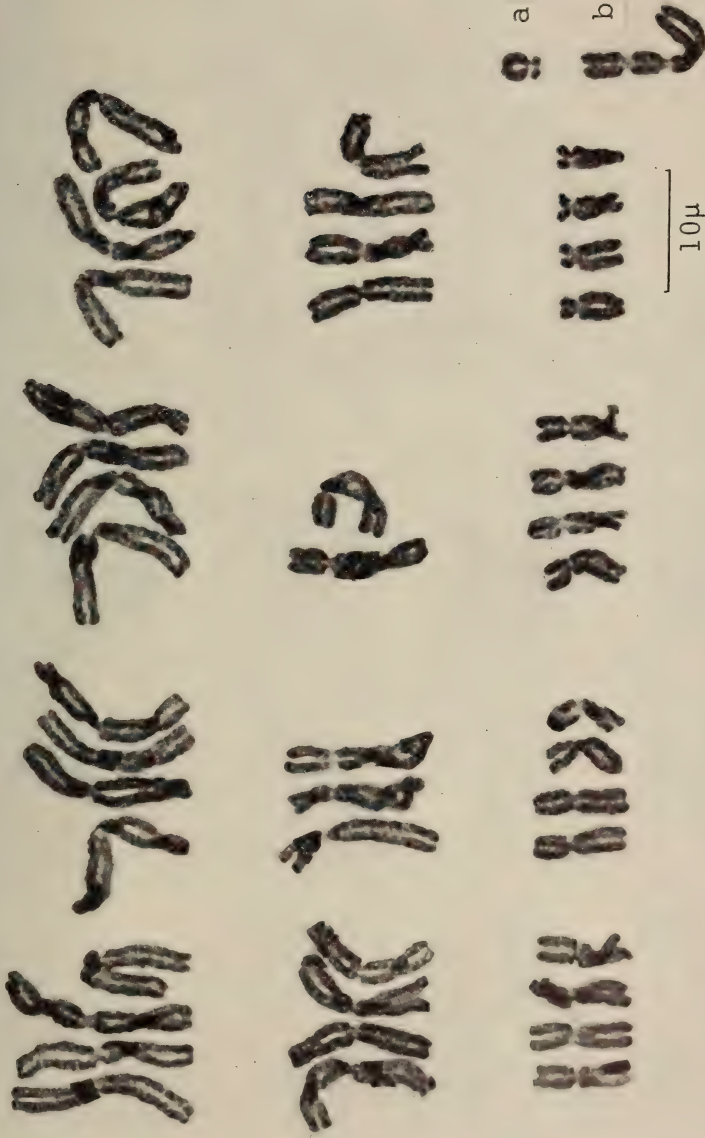


Fig. 7.  
Embryon 504 B. Caryotype tétraploïde montrant: (a) un fragment télacentrique issu du chromosome (7);  
(b) un dicentrique formé par les chromosomes (6) et (7).



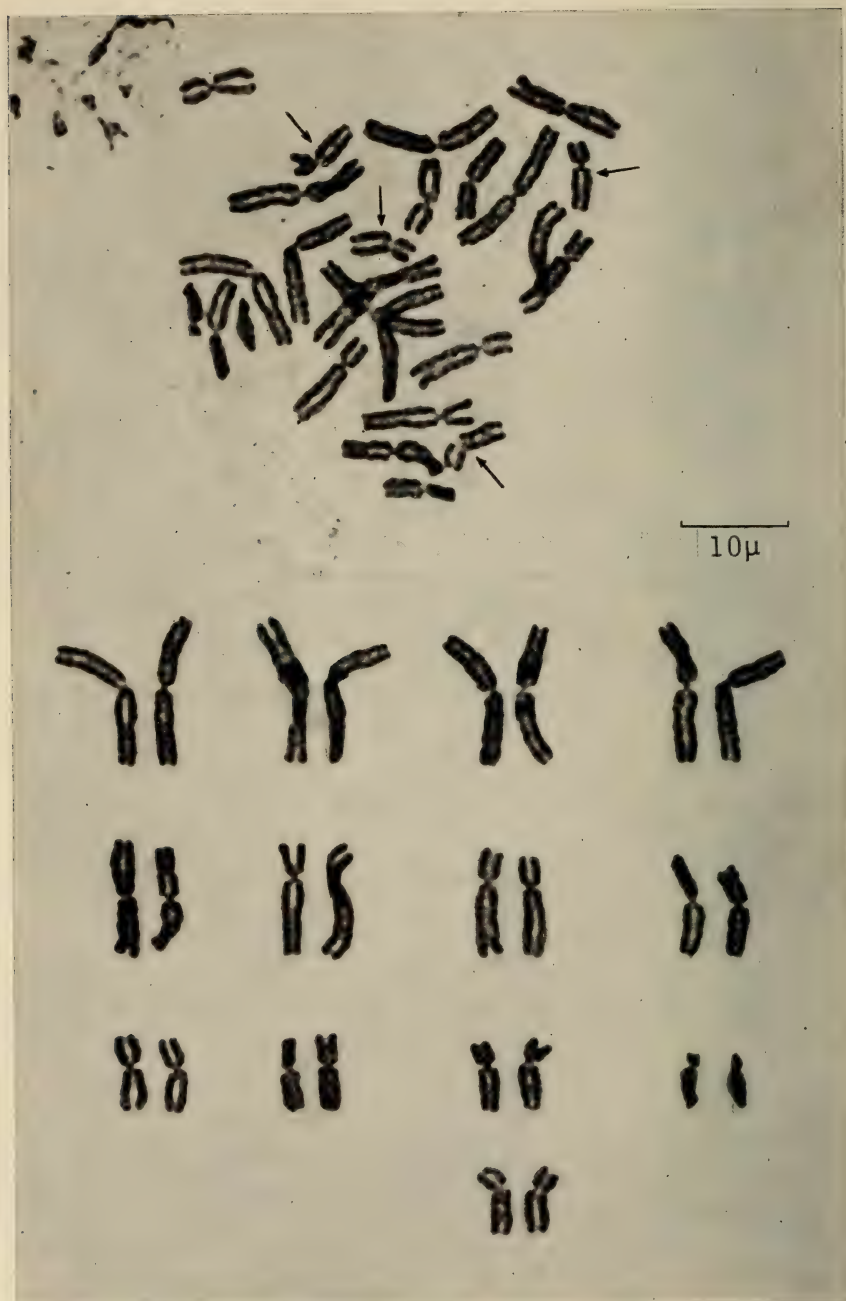


FIG. 8.

Embryon 304 A. Plaque prométaphasique et caryotype à 26 chromosomes, montrant une tétrasomie du chromosome (11) (flèches).

*Embryon 304 A : (fig. 8)*

Noyau ( $2n$ ) de cellule endodermique, prélevé sur une neurula diploïde âgée (stade 20), transplanté dans un œuf énucléé aux rayons U.V. Animal fixé à l'éclosion. 14 mitoses ont été étudiées. Dans toutes, on compte 26 chromosomes. Pour 6 des mitoses où l'analyse caryotypique a pu être réalisée, il apparaît qu'il s'agit d'une tétrasomie du chromosome (11).

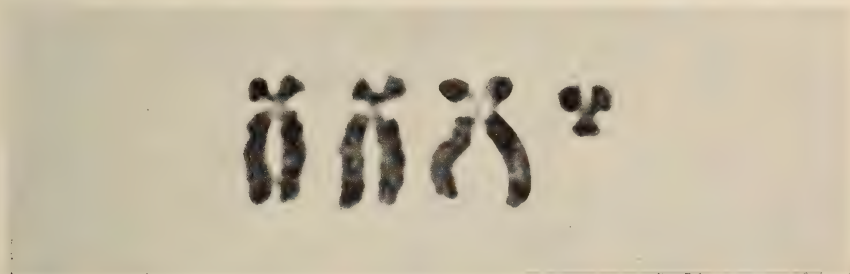


FIG. 9.

Embryon 307 E. Tétraploïde — Les quatre chromosomes (12) d'une même mitose, dont l'un a subi une cassure au niveau du bras long.

*Embryon 307 E : (fig. 9)*

Noyau de blastula triploïde ( $3n$ ), transplanté dans un œuf non énucléé ( $n$ ). L'individu tétraploïde est hypomorphe. Fixation au stade de l'éclosion. Pour les 20 mitoses analysables, l'aberration porte sur le groupe des chromosomes (12). L'un d'eux a subi une cassure au niveau du bras long, très près du centromère.

*Embryon 1123 P : (fig. 10 et 11)*

Noyau de gastrula tétraploïde ( $4n$ ) transplanté dans un œuf non énucléé ( $n$ ). L'embryon est fondamentalement pentaploïde ( $5n$ ). Cependant l'analyse des mitoses s'est révélée délicate, par suite du nombre élevé de chromosomes, et par la présence d'aberrations complexes. Les mitoses étudiées présentaient de 50 à 57 chromosomes. Cet embryon très hypomorphe dès le stade neurula, a été mis en parabiose avec un partenaire diploïde. Dans ces conditions la survie a atteint huit jours. Les observations sont présentées dans le tableau VII.

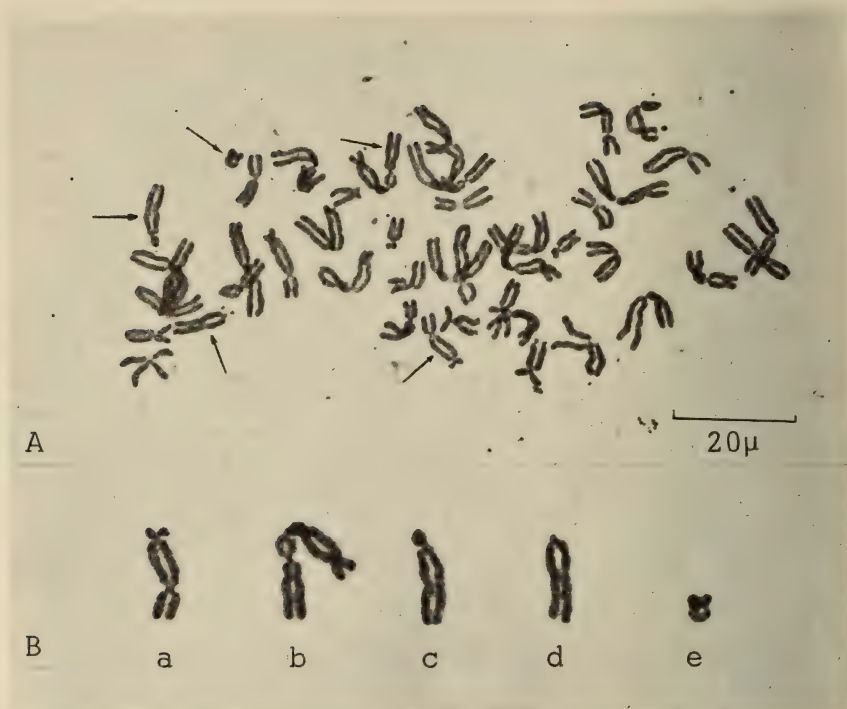


FIG. 10.

Embryon 1123 P. Pentaploïde — A) Plaque prométaphasique incomplète montrant (flèches) différents types d'aberrations. Celles-ci sont présentées agrandies en B. Deux dicentriques différents (a) et (b). Trois chromosomes télacentriques (c) (d) et (e), dont les bras ont été cassés à différents niveaux.

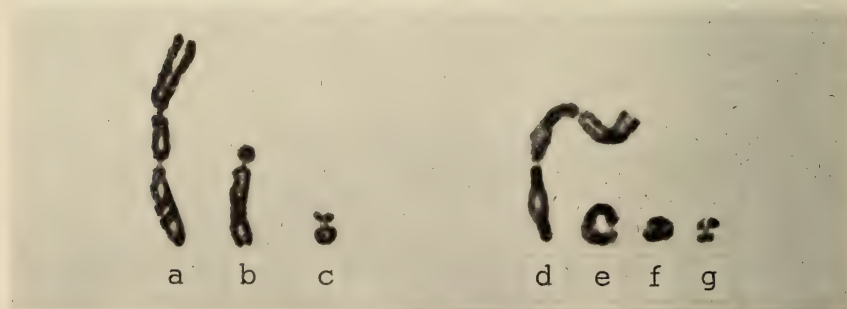


FIG. 11.

Embryon 1123 P. Chromosomes aberrants observés dans deux plaques prométaphasiques différentes. On note des dicentriques (a et d), des fragments télacentriques (b et c), un chromosome en anneau (e) et des fragments chromosomiques variés (f et g). Remarquer les différences d'anomalies entre ces deux mitoses et celles de la figure 10.

TABLEAU VII.

*Caractères des métaphases de l'embryon 1123 P.*

18 métaphases analysables			
Métaphases	Types d'aberrations		
	Fragment acentrique	Fragment télocentrique	Dicentrique
6			1
7		1	
3		2 1 3	1 1 2
2	1 2	1 1	1 1

Dans cette situation complexe deux éléments sont à retenir. Pour 11 des 18 mitoses, il existe un dicentrique, dans un cas deux mais dont la constitution se révèle variable (fig. 10a et b; fig. 11a et d). Pour certaines mitoses, il existe une large gamme d'aberrations. La figure 10 se rapportant à un caryotype incomplet, montre pour une même métaphase cinq chromosomes anormaux.

## DISCUSSION

Les cas concrets dont l'analyse vient d'être faite, représentent les types d'aberrations observées dans les expériences d'irradiation et de greffe nucléaire. De l'ensemble les points majeurs suivants se dégagent.

*Nature des aberrations chromosomiques.*

Il s'agit d'abord de cassures de chromosomes, suivies ou non de réassociation. On constate dans un certain nombre de cas que ces cassures se produisent au niveau des constriction secondaires et du centromère. Les cassures aboutissent à la formation de frag-



ments télacentriques et acentriques. Les fragments peuvent prendre l'aspect en anneau ou en huit.

Les cassures intéressant les chromosomes représentent un effet initial, suivi de l'élimination des segments brisés, ou de la persistance de fragments acrocentriques ou télacentriques, témoignant des délétions qui se sont produites. Les délétions sont parfois suivies de l'association par translocation de chromosomes brisés. Des chromosomes dicentriques se constituent, par la soudure de deux chromosomes ayant subi une cassure de l'un des bras. Le phénomène est associé à des délétions d'importance variable, intéressant les bras où se produit la cassure. Dans les cas les plus favorables, l'analyse permet de chiffrer l'étendue des délétions.

Enfin nous avons rencontré un cas d'aneuploïdie remarquable avec la tétrasomie de l'embryon 304 A. Hétéroplôidie et remaniements structuraux des chromosomes, apparaissent ainsi comme la réaction de ceux-ci à des effets caryopathiques.

#### *Hypomorphoses :*

Les embryons étudiés et qui présentaient les aberrations chromosomiques décrites, montraient tous de sévères hypomorphoses aux stades voisins de l'éclosion: anencéphalie, microcéphalie, œdème, plages de nécroses. Il est clair que le degré des anomalies chromosomiques observées va de pair avec un développement profondément affecté. En fait ces embryons sont tous létaux.

L'étude détaillée des hypomorphoses reste à faire. Il n'a pas été possible dans nos observations actuelles de lier telle hypomorphose à une aberration donnée du caryotype. Il s'agit apparemment d'un syndrome global de létalité, consécutif à l'altération du caryotype. Il semble qu'ayant atteint un stade donné, le développement n'est plus compatible avec l'existence des accidents affectant certains des chromosomes. Cependant la mise en parabiose prolonge la survie d'embryons à caryotype aberrant. C'est ce que suggère le cas de l'embryon 1123 P, dont toutes les mitoses observées étaient anormales et pouvaient compter jusqu'à cinq chromosomes aberrants. Il convient d'ailleurs de remarquer qu'il s'agissait d'un individu fondamentalement pentaploïde. Il n'est pas exclu que dans ces cas de polyploidie, l'aberration d'un chromosome ait une conséquence létale limitée par la présence de plusieurs homologues normaux. L'embryon 307 E, tétraploïde, montrait pour vingt

mitoses analysées la même déficience pour l'un des quatre chromosomes (12).

Dans les expériences portant sur l'irradiation par les rayons  $\gamma$  de l'œuf, deux groupes de résultats seront particulièrement intéressants à considérer ultérieurement, quant à la constitution du caryotype. D'une part le cas des embryons présentant une létalité très précoce (blastula, gastrula) et d'autre part ceux qui sont apparemment normaux.

*Conditions de l'apparition des aberrations chromosomiques :*

Dans nos expériences le traumatisme caryopathique a été porté sur l'œuf au stade initial, correspondant à la période de la fécondation. Les aberrations sont observées plus tard, en général dans les stades qui suivent l'éclosion. Si on estime que les cellules en cause sont la résultante de 15 à 20 cycles mitotiques on peut se demander à quel moment apparaissent les aberrations des chromosomes à partir du traumatisme initial.

Les cassures peuvent affecter les divers chromosomes du caryotype; cependant pour un embryon donné ce sont souvent certains chromosomes qui paraissent atteints. Ainsi pour l'embryon 6/S III-4, dans les 19 mitoses aberrantes étudiées, le chromosome (12) était concerné, soit par sa perte, soit par la constitution d'un dicentrique. Pour l'embryon 307 E, dans les 20 mitoses analysées, c'est l'un des chromosomes (12) qui présentait une délétion importante.

Ces faits conduisent à deux considérations. Il est possible qu'une aberration apparue très précocement, dès les premières mitoses, puisse se maintenir dans les mitoses successives, donc avec une certaine stabilité. Mais, d'autre part, pour un même embryon, on observe, selon les métaphases, des cassures et des remaniements affectant des chromosomes différents ce qui traduit une certaine disparité dans la manifestation des anomalies. Ceci amène à concevoir que de nouvelles cassures apparaissent successivement au cours de la série des mitoses. L'examen de l'embryon 6/S III-4 montre que dans toutes les mitoses le chromosome (12) est affecté. On peut penser que pour certaines de ces mitoses ce chromosome est déjà éliminé du caryotype, alors que pour d'autres, il est encore présent sous la forme d'un dicentrique. Ainsi l'agent responsable d'une aberration peut se manifester selon un effet différé. En

d'autres termes si on assimile les aberrations décrites à une maladie chromosomique, celle-ci apparaît un temps variable après l'effet traumatisant, dans diverses lignées cellulaires. Pour un certain degré d'altération du caryotype et un niveau du développement ontogénétique marqué par des hypomorphoses, l'effet létal se manifeste. Dans nos expériences, la mort était prévisible entre les stades 26/34, ce dernier correspondant à l'éclosion.

*Comparaison avec les aberrations chromosomiques obtenues par divers traitements.*

Ainsi que nous l'avons indiqué dans l'exposé historique, des aberrations chromosomiques ont été obtenues chez les Amphibiens, à la suite de différents traitements: transfert de noyau d'un germe âgé (blastula, gastrula) dans l'œuf vierge, greffe du noyau dans un cytoplasme étranger, altération du cytoplasme par l'injection de protéines de foie d'adulte, irradiation aux rayons  $\gamma$ . Les aberrations observées sont sensiblement comparables. Ainsi la formation des cassures, des délétions, est une réponse spécifique du chromosome à des agents variés. C'est lorsqu'un noyau végète dans un cytoplasme altéré selon des modalités diverses, que les aberrations chromosomiques se produisent. Celles-ci à plus ou moins longue échéance affectent le développement embryonnaire et sont généralement létales.

Les faits découverts chez les Amphibiens appellent des rapprochements avec des observations rapportées par divers auteurs, étudiant des cultures cellulaires de Mammifères et de poulet soumises à divers traitements. Dans ces conditions des aberrations chromosomiques: cassures, fragments acentriques et télacentriques, délétions, dicentriques, comparables à celles observées chez les Amphibiens ont été obtenues. Citons à ce sujet les résultats de HAMPAR et ELLISON (1963) après infection par le virus de l'herpes dans une culture de fibroblastes de Hamster; GREENBLATT (1961), également chez le Hamster, par irradiation (rayons X); de GROUCHY et coll. (1963), sur des cultures de cellules humaines cancéreuses et de cellules médullaires et sanguines irradiées (rayons X); FRÉDÉRIC et CORIN (1962) dans des cultures cellulaires de poulet en présence d'extrait embryonnaire hétérospécifique (souris); HSU et SOMERS (1961) sur des cellules mammaliennes soumises au 5-Bromodeoxyuridine; DI BERARDINO, KING et MC KINNELL (1963)



dans une lignée de cellules rénales carcinomateuses de *Rana pipiens*, cultivée dans l'œil.

Il est clair que le problème de la stabilité du caryotype et le mécanisme des mitoses de cellules, dont les noyaux sont soumis à des actions cytopathiques et caryopathiques, constitue un domaine que les progrès des techniques et des méthodes de l'analyse caryologique permettent d'explorer. L'intérêt particulier des Amphibiens est que le traumatisme affecte au moment de la ponte de l'œuf un système monocellulaire, à partir duquel se constitue au cours de l'embryogenèse un individu. Par là les conséquences sur la morphogenèse des aberrations induites dans les structures chromosomiques peuvent être abordées dans la mesure où elles ne sont pas immédiatement létales.

### RÉSUMÉ

L'œuf du Pleurodèle a été soumis à deux interventions expérimentales: irradiation par les rayons  $\gamma$ , transfert du noyau dans l'œuf vierge. Dans ces conditions un certain nombre d'embryons présentant des hypomorphoses dont la létalité était prévisible ont été étudiés quant à leur caryotype.

Celui-ci présente des aberrations: cassures, délétions, translocations, constitution de chromosomes dicentriques. Les cas les plus représentatifs sont décrits.

Dans la discussion, les conditions de la manifestation des aberrations chromosomiques sont analysées, ainsi que leurs relations avec la manifestation des hypomorphoses létales. Ces phénomènes sont rapprochés de résultats comparables obtenus en particulier dans des cultures cellulaires *in vitro*, soumises à divers traitements.

### SUMMARY

Eggs of Pleurodeles were subjected to two experimental procedures: irradiation by  $\gamma$ -rays and transfer of nuclei to unfertilized eggs. Under these conditions a certain number of embryos displayed hypomorphosis with premature signs of letality. These embryos were studied with respect to their karyotypes.



The following aberrations were observed: breakage, deletions, translocations, the presence of two centromeres per chromosome. The more representative cases were analysed.

The manifestation of these chromosome aberrations is discussed together with the conditions leading to lethal hypomorphosis. These phenomena are similar to results obtained in tissue culture after various treatments.

### BIBLIOGRAPHIE

- BEETSCHEN, J. C. et JAYLET, A. 1961. *Le caryotype somatique de l'Amphibien Urodèle Pleurodeles waltlii* Michah. C. R. Acad. Sc. 253: 3055-3057.
- BRIGGS, R. and KING, T. J. 1957. *Changes in the nuclei of differentiating endoderm cells as revealed by nuclear transplantation*. J. Morph. 100: 269-312.
- KING, T. J. and DI BERARDINO, M. A. 1960. *Development of nuclear transplant embryos of known chromosome complement following parabiosis with normal embryos*. Symp. of germ cells and development. Inst. Intern. Emb. et Fond. Baselli. p. 441-477.
- CALLAN, H. G. and LLOYD, L. 1960. *Lampbrush chromosomes of crested newts Triturus cristatus (Laurenti)*. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 243: 135-219.
- DE GROUCHY, J., VALLÉE, G., NAVA, C. et LAMY, M. 1963. *Analyse chromosomique de cellules cancéreuses et de cellules médullaires et sanguines irradiées « in vitro »*. Ann. Gén. 6: 9-20.
- DI BERARDINO, M. A., KING, T. J. and Mc KINNEL, R. G. 1963. *Chromosome studies of a frog renal adenocarcinoma line carried by serial intraocular transplantation*. J. Nat. Cancer Inst. 31: 769-789.
- FANKHAUSER, G. 1945. *The effects of changes in chromosome number on amphibian development*. Quart. Rev. of Biol. 20: 20-78.
- FREDERIC, J. et CORIN, J. 1962. *Modifications de l'assortiment chromosomique dans des cellules cultivées en présence d'extrait embryonnaire hétérospécifique*. C. R. Acad. Sc. 254: 357-359.
- GALGANO, M. 1933. *Evoluzione degli spermatociti di I ordine e cromosomi pseudossessuali in alcune specie di anfibi*. Arch. Ital. Anat. Emb. 32: 171-200.
- GALLIEN, L. 1952. *Eleavage et comportement du Pleurodèle au laboratoire*. Bull. Soc. Zool. France 77: 456-461.

- GALLIEN, L. 1953. *L'hétéropléidie expérimentale chez les Amphibiens*. Ann. Biol. 29: 5-22.
- et DUROCHER, M. 1957. *Table chronologique du développement chez Pleurodeles waltlii Michah.* Bull. Biol. France et Belgique 91: 97-114.
- Labrousse M. et LACROIX, J. C. 1963. *Aberrations chromosomiques associées à des hypomorphoses, consécutives à l'irradiation de l'œuf par les rayons  $\gamma$ , chez l'Amphibien Urodèle, Pleurodeles waltlii Michah.* C. R. Acad. Sc. 256: 5413-5415.
- PICHERAL, B. et LACROIX, J. C. 1963. *Modifications de l'assortiment chromosomique chez les larves hypomorphes du Triton Pleurodeles waltlii Michah., obtenues par transplantation des noyaux.* C. R. Acad. Sc. 257: 1721-1723.
- GREENBLATT, C. L. 1961. *The evaluation of X-ray-induced chromosome aberrations in cell-cultures of the Chinese hamster.* Int. J. Rad. Biol. 4: 185-210.
- HAMPAR, B. and ELLISON, S. A. 1963. *Cellular alterations in the MCH line of Chinese hamster cells following infection with herpes simplex virus.* Proc. Nat. Acad. Sc. 49: 474-480.
- HENNEN, S. 1963. *Chromosomal and embryological analyses of nuclear changes occurring in embryos derived from transfers of nuclei between Rana pipiens and Rana sylvatica.* Dev. Biol. 6: 133-183.
- HSU, T. C. and SOMERS, C. E. 1961. *Effect of 5-Bromodeoxyuridine on mammalian chromosomes.* Proc. Nat. Acad. Sc. 47: 396-403.
- KING, T. J. and BRIGGS, R. 1956. *Serial transplantation of embryonic nuclei.* Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 21: 271-290.
- LABROUSSE, M. 1959. *Phénomènes cytologiques de la fécondation chez Pleurodeles waltlii Michah.* Bull. Soc. Zool. France 84: 493-498.
- MARKERT, C. L. and URSPRUNG, H. 1963. *Production of replicable persistent changes in zygote chromosomes of Rana pipiens by injected proteins from adult liver nuclei.* Dev. Biol. 7: 560-577.
- SIGNORET, J., BRIGGS, R. and HUMPHREY, R. R. 1962. *Nuclear transplantation in the Axolotl.* Dev. Biol. 4: 134-164.
- et FAGNIER, J. 1962. *Activation expérimentale de l'œuf de Pleurodèle.* C. R. Acad. Sc. 254: 4079-4080.
- et PICHERAL, B. 1962. *Transplantation de noyaux chez Pleurodeles waltlii Michah.* C. R. Acad. Sc. 254: 1150-1151.
- WICKBOM, T. 1945. *Cytological studies on Dipnoi, Urodela, Anura and Emys.* Hereditas 31: 241-346.
-



## Etude comparative de la biologie de *Borrelia duttoni* et de *Borrelia tillae* \*

par

**R. GEIGY et A. AESCHLIMANN \*\***

Institut Tropical Suisse, Bâle

Avec 2 figures dans le texte

### I. HISTORIQUE

La découverte, en octobre 1959, d'une Borrélie nouvelle chez *Ornithodoros zumpti*, un Argaside des terriers de rongeurs du Sud de l'Afrique, a relancé le problème de l'origine de la spirochétose humaine sur ce continent. Selon ZUMPT et ORGAN (1961), les propriétés sérologiques de cette Borrélie diffèrent suffisamment de celles de *B. duttoni* pour que ces auteurs se soient crus autorisés de lui accorder le statut d'espèce sous le nom de *B. tillae*. Quoiqu'il faille accepter, lorsqu'il s'agit de récurrente, les tests sérologiques avec grande prudence (SCHUHARDT et WILKERSON, 1951), nous transcrivons ci-dessous les conclusions de ZUMPT et ORGAN, conclusions exprimées à la suite des expériences sérologiques effectuées par le Dr WOLSTENHOLME. « The results obtained ... with sensitized embryonated chick-cell agglutination and lysis tests ... seemed to indicate a close relationship between the two strains. The complement-fixation tests, however, showed a difference, although some group reaction had taken place. Dr. Wolstenholme's conclusion was—that the two strains differ, but contain some group antigen. »

---

\* Je dédie ce travail, réalisé en collaboration avec un de mes élèves, à la mémoire de mon cher et regretté maître, le Professeur Emile Guyénot, en témoignage de ma gratitude et de notre admiration. R. GEIGY.

\*\* La présente publication a fait l'objet d'une communication lors du « First International Congress of Parasitology », Rome, 21-26 septembre 1964.



Ce que nous retiendrons de ce texte, c'est que, sérologiquement, *B. duttoni* et *B. tillae* sont des souches fort proches l'une de l'autre.

ZUMPT (1962), en plus de la souche découverte sur *O. zumpti*, a pu isoler six autres souches de *B. tillae* à partir du cerveau de rats sauvages ou demi-sauvages (3 *Rhabdomys pumilio* et 3 *Rattus natalensis*). La preuve était ainsi faite que ces rongeurs jouent le rôle de réservoir naturel pour ce spirochète.

D'autre part, il ressort de nombreux travaux (en particulier GEIGY, MOOSER et WEYER, 1956; GEIGY et AESCHLIMANN, 1957) qu'aucun réservoir pour *B. duttoni* n'a encore pu être découvert et il est actuellement admis que le vecteur, *O. moubata*, est seul à héberger ce spirochète.

Utilisant les résultats de ces diverses observations, ZUMPT, en 1959 et en 1962, a proposé l'hypothèse suivante:

*B. tillae* est un spirochète de rats sauvages et de rats semi-commensaux de l'homme. Son vecteur normal est *O. zumpti*. Arrivé dans le voisinage humain par l'entremise de son réservoir, ce spirochète se serait secondairement adapté à la tique *O. moubata* (un Argaside que l'on trouve fréquemment dans les huttes indigènes), devenant ainsi le *B. duttoni* classique que nous connaissons aujourd'hui dans l'est africain.

Afin de vérifier cette hypothèse, il était dès lors nécessaire de comparer les propriétés biologiques des deux espèces de spirochètes dans le but d'estimer leur degré de parenté. Le présent travail est le résultat de différentes expériences que nous avons menées avec *B. tillae* et *B. duttoni*, la tique *O. moubata* et, comme mammifères réceptifs, la souris blanche, le rat blanc, le mériion, le hamster et le cobaye.

## II. RELEVÉS EXPÉRIMENTAUX <sup>1</sup>

### 1. COMPORTEMENT DE *B. tillae* ET DE *B. duttoni* DANS LE SANG DE LA SOURIS BLANCHE

Les souris sont infectées par injection intrapéritonéale d'une suspension d'organes de tiques broyés dans une solution physiolo-

<sup>1</sup> Nous avons employé, pour nos travaux, une souche de *B. tillae* que le Dr Zumpt nous a envoyée sur *O. zumpti*. Quant à *B. duttoni*, nous maintenons

gique. La figure 1 résume le comportement des spirochètes dans le sang de la souris. On voit que la courbe de *B. tillae* et celle de *B. duttoni* ( $P_3$ ) ont un dessin très comparable alors que *B. duttoni* (W) a développé une spirochètose beaucoup plus faible.

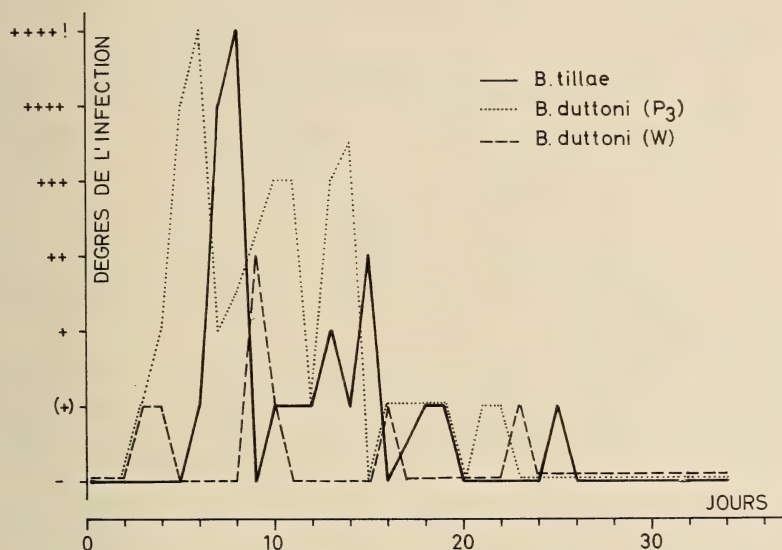


FIG. 1.

Comportement de deux souches de *B. duttoni* et d'une souche de *B. tillae* dans le sang de la souris blanche. (Pour la signification des symboles portés en abscisse, voir page 94).

Cette observation appelle quelques commentaires. Nous avons souvent vérifié que des souches de *B. duttoni* d'origine différente se comportent différemment vis-à-vis de la souris blanche, même dans le cas où les précautions les plus grandes ont été prises pour standardiser les conditions d'expériences: choix de souris de poids identique; injection intrapéritonéale d'une suspension contenant le broyage d'un même nombre de tiques infectées; utilisation de tiques infectées le même jour, au même stade de leur évolution, etc. Certaines de ces souches ont développé de fortes spirochètoses, d'autres de faibles spirochètoses. On serait alors tenté de parler

à l'Institut Tropical Suisse de Bâle plusieurs souches de ce spirochète sur *O. moubata*. Ces souches proviennent de divers villages du district de l'Ulanga (Tanganyika).

de souches virulentes et de souches peu virulentes. Ce langage se justifierait pleinement si les souches, au cours d'expériences répétées, se comportaient toujours de manière identique. Cela n'est cependant pas le cas. Ainsi, une même souche peut manifester une grande variabilité de comportement vis-à-vis de la souris blanche. L'exemple de la souche  $P_3$  est particulièrement révélateur. Cette souche, réputée comme très virulente, a, brusquement, à un certain moment, montré un comportement transitoire comparable à celui de la souche W de la figure 1, après plusieurs comportements tels que celui de la souche  $P_3$  de la même figure. Les raisons de ces changements nous échappent encore <sup>1</sup>.

Nous attirons l'attention du lecteur sur ces observations afin de prouver qu'il ne faut pas juger de la virulence d'une souche de *B. duttoni* uniquement au vu des courbes obtenues lors d'infections de la souris blanche.

Ainsi, d'après les graphiques de la figure 1, nous pouvons dire que *B. tillae* a eu, lors de notre expérience, un comportement identique à celui d'une souche momentanément virulente de *B. duttoni*.

## 2. COMPORTEMENT DE *B. tillae* ET DE *B. duttoni* CONSERVÉS SUR SOURIS BLANCHES UNIQUEMENT PAR PASSAGE SANGUIN EFFECTUÉ TOUS LES DEUX JOURS

Lorsque l'on désire avoir un très grand nombre de *B. duttoni* dans le sang de la souris, il est nécessaire de procéder tous les deux jours à un passage sanguin de souris à souris. Le sang infecté est obtenu par ponction cardiaque. L'injection aux souris saines doit être concentrée: 0,4 cc de sang + 0,1 cc de solution physiologique. Après un très petit nombre de passages, l'infection dans le sang périphérique est très riche (fig. 2,  $P_1$ ). On peut la maintenir à ce degré, toujours par passages, pendant environ une vingtaine de jours. Alors, brusquement, l'infection cesse: les spirochètes, malgré la poursuite des passages, n'apparaissent plus, s'ils apparaissent, que sporadiquement. La souche est comme cassée.

Il nous intéressait de savoir si des résultats identiques pouvaient être obtenus avec *B. tillae*. La figure 2 résume les expériences.

---

<sup>1</sup> Inutile de rappeler que la perte de la virulence, due à des passages transovariens répétés (v. GEIGY et AESCHLIMANN, 1964), est un phénomène différent.

On voit que les souris de la souche  $P_3$  ont péri après le 5<sup>e</sup> passage déjà, au sommet de la spirochétémie. Par contre, dans le cas de  $P_1$ , 10 passages ont pu être effectués, après quoi la souche a été perdue. Disons que ce dernier cas est le cas classique, celui que l'on rencontre le plus souvent lors de telles manipulations.

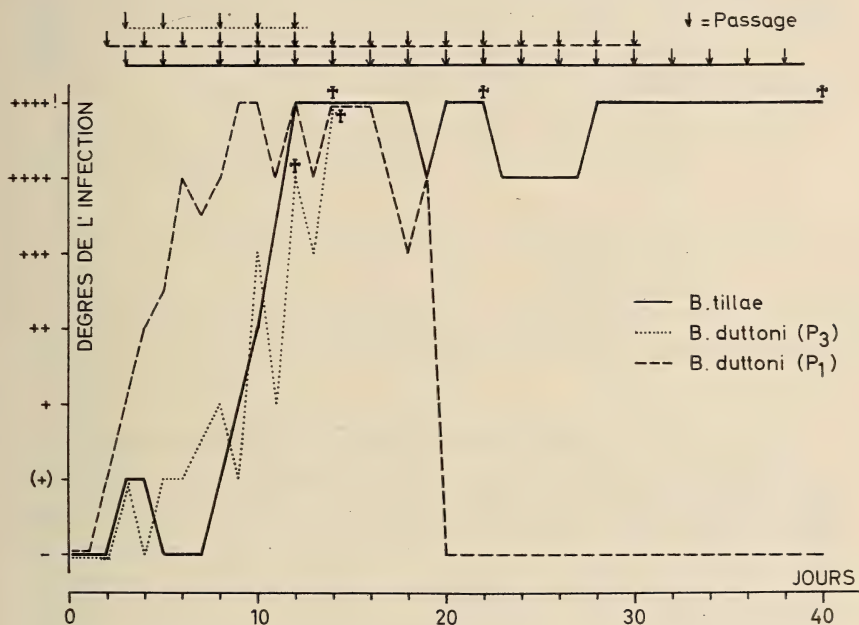


FIG. 2.

Comportement de deux souches de *B. duttoni* et d'une souche de *B. tillae* conservées par passages sanguins de souris à souris. (Pour la signification des symboles portés en abscisse, voir page 94. † = souris morte).

En ce qui concerne *B. tillae*, les passages ont pu être poursuivis jusqu'au 40<sup>e</sup> jour (soit 18 passages), sans perdre la souche. Certains animaux ont succombé au cours de l'expérience comme chez *B. duttoni*. Et c'est d'ailleurs par la mort simultanée des deux souris que l'expérience a été interrompue sans que la cassure dans le maintien de la haute spirochétémie se soit réalisée.

Ainsi donc, *B. tillae* et *B. duttoni* ont montré, au cours de cette expérience, des comportements quelque peu différents. Une si longue persistance de *B. tillae* dans le sang de la souris, lors du passage sanguin régulier, ne s'est jamais manifestée chez *B. duttoni*.



### 3. SUSCEPTIBILITÉ DE DIVERS RONGEURS DE LABORATOIRE A *B. tillae* ET *B. duttoni*

Nous avons tenté d'infecter divers rongeurs en leur injectant dans le péritoine du sang de souris riche en spirochètes. Les résultats de nos essais ont été portés dans le tableau ci-dessous (+++ = animal très sensible aux Borréliés; ++ = sensible; + = peu sensible; — = réfractaire):

Animaux infectés	<i>B. tillae</i>	<i>B. duttoni</i>
Souris blanche	+++	+++
Hamster	++	++
Rat blanc	+	+
Mérion	+	+
Cobaye	—	—

*Souris blanche*: Il est inutile d'insister sur la sensibilité de cet animal. La souris blanche est l'animal réceptif par excellence pour les deux espèces de spirochètes. Ajoutons que le cerveau d'une souris infectée, mais n'ayant plus montré de *B. tillae* dans son sang depuis deux mois, broyé et injecté à deux souris saines, a provoqué chez ces dernières une spirochètose normale. Le résultat de l'expérience correspond aux observations de ZUMPT (v. p. 1). Le rôle de réservoir possible joué par des Muridés est mis ainsi expérimentalement en évidence. Rappelons que *B. duttoni* peut se maintenir également pendant fort longtemps dans le cerveau de la souris.

*Hamster*: Le hamster a montré pour les deux espèces de Borréliés une sensibilité nettement moindre que la souris. Les spirochètes, décelés à l'examen au fond noir, n'ont jamais pullulé dans le sang de l'animal. Il n'y a eu qu'une seule rechute.

*Rat blanc*: Nous avons travaillé avec des animaux jeunes, pesant de 80 à 100 g. L'infection de *B. tillae*, moyennement forte au lendemain de l'injection, a disparu rapidement pour ne plus revenir. Ce comportement correspond à celui de *B. duttoni*, tel que les auteurs l'ont observé lors de leur travail de 1957. Le rat blanc jeune n'est donc que fort peu susceptible aux deux Borréliés.

*Meriones lybicus*: (Poids: 45 à 60 gr.): Les résultats sont identiques à ceux observés chez le rat blanc. Ils correspondent également à ceux de notre travail de 1957. Donc animal peu susceptible à *B. duttoni* et *B. tillae*.

*Cobaye*: Conformément aux prévisions, toutes les tentatives d'infecter cet animal (y compris de jeunes exemplaires) restèrent vaines. Le fait était déjà connu pour *B. duttoni*.

Ainsi, on peut affirmer que les deux espèces de Borrélias se comportent de manière identique vis-à-vis du hamster, du rat blanc, du mérion et du cobaye.

#### 4. ESSAIS DE TRANSMISSION DE *B. tillae* PAR *O. moubata*

Plusieurs essais ont été tentés et couronnés de succès, soit par morsure de tiques, soit par injection intrapéritonéale de broyage d'organes infectés.

##### a) *Essais de transmission par morsure de tique.*

*Essai 1*: Le 8.3.1962 trois *O. moubata*, préalablement infectés de *B. tillae* par le Dr ZUMPT, à Johannesburg, ont été nourris à Bâle sur une souris saine.

Le 13.3.1962, le sang de cette souris, obtenu par ponction cardiaque, est injecté à deux autres souris.

Le 15.3.1962, les deux souris montrent une pullulation de spirochètes dans le sang. Le passage sanguin semble donc avoir activé la multiplication des Borrélias et la souche « explose » littéralement dans le sang du rongeur.

*Essai 2*: Un lot de plusieurs *O. moubata* (sains!) est alors infecté sur ces souris.

Puis ces animaux sont conservés jusqu'au 5.12.1963. Nourris à cette date sur deux souris blanches, celles-ci développent une forte spirochétémie le 13.12.1962, après qu'un passage sanguin eût été réalisé. Là également la souche « explose », passant de zéro à un nombre énorme de spirochètes par goutte de sang, cela en 24 heures.

*Essai 3*: Quatre lots de nymphes d'*O. moubata*, infectés de *B. tillae* le 15.3.1962, se gorgent du sang de quatre souris le

12.12.1963. Les résultats de cet essai sont consignés dans la tablelle suivante:

(+) = 1 spirochète par champ microscopique  
 + = 2 spirochètes » » »  
 ++ = 3-5 » » »  
 +++ = 5-10 » » »  
 ++++ = 10 et plus spirochètes par champ microscopique  
 ++++! = Pullulation des spirochètes avec formation de pelotes  
 P = Passage sanguin

Date	Souris A	Souris B	Souris C	Souris D
12.12.63	Nutrition de 42 nymphes	Nutrition de 24 nymphes	Nutrition de 7 nymphes	Nutrition de 13 nymphes
	Contrôle du sang des souris			
13	—	—	—	—
14	—	—	—	—
15	—	—	—	—
16	—	—	—	—
17	—	P —	—	P —
18	(+)	—	—	—
19	(+)	—	—	—
20	(+)	—	—	—
21	(+)	—	—	—
22	—	—	—	—
23	(+)	—	—	—
24	++++	—	—	—
25	++	—	—	—
26	(+)	—	(+)	—
27	(+)	—	++++	—

Ainsi sur quatre souris, deux sont devenues positives et deux sont restées négatives malgré un passage sanguin. La possibilité de transmission de *B. tillae* par *O. moubata* est donc démontrée.

b) *Essais d'infection de la souris par injection de broyage d'organes de tiques.*

La dissection, le 12.12.1963, de 21 tiques infectées le 15.3.1962, a dénoncé la présence de *B. tillae* dans le ganglion et la glande salivaire. Comme il s'agissait de nymphes jeunes ou moyennes, nous

n'avons pas examiné la glande génitale, encore rudimentaire à ce stade de l'évolution de l'Ornithodore. L'injection du broyage d'organes infectés dans le péritoine de souris blanches provoque chez ces dernières le développement de spirochètoses nettes. La tablelle suivante donne le détail des dissections et résume les résultats obtenus chez les souris après injection d'organes broyés (mêmes symboles que pour la tablelle ci-dessus).

N° de la tique disséquée	Ganglion	Glande salivaire	Emulsion sur souris	Résultats
1	—	—		
2	+++	—		
3	+++	+++		
4	(+)	(+)		
5	++ (+)	—		
6	(+)	+	1 souris	positif
7	++++	++	1 souris	positif
8	+++	++		
9	++++	+++	1 souris	positif
10	+	++		
11	(+)	—		
12	(+)	(+)		
13	?	(+)		
14	++	—		
15	++	(+)		
16	++++	(+)		
17	++ (+)	(+)		
18	+++	—		
19	+++	++ (+)	1 souris	négatif
20	+	—		
21	+++	++	1 souris	positif

Les dissections effectuées indiquent que le ganglion est l'organe le plus constamment et le plus largement infecté. Ceci correspond aux observations faites avec *B. duttoni* et *O. moubata* (AESCHLIMANN 1958; SARASIN 1960). D'autre part, trois des quatre souris injectées d'organes positifs ont développé une spirochètose.

En résumé, les expériences réunies dans ce chapitre montrent que *B. tillae* survit très bien dans les organes d'*O. moubata* et qu'il s'y comporte comme *B. duttoni*.

Afin de compléter nos connaissances à ce sujet, nous nous proposons, lors d'un travail ultérieur, d'étudier les possibilités de transmission transovarienne de *B. tillae* par son vecteur normal, *O. zumpti*, ainsi que par *O. moubata*.



### III. RÉSUMÉ DES OBSERVATIONS ET DISCUSSION

L'examen des propriétés respectives de *B. tillae* et *B. duttoni* a établi la proche parenté des deux souches. Les différences enregistrées sont minimales. Elles sont :

1) D'ordre sérologique. Un collaborateur de ZUMPT a constaté une différence lors du test de la fixation du complément.

2) D'ordre biologique. Vis-à-vis de la souris blanche, une seule différence notable a été enregistrée : avec *B. tillae*, on peut maintenir, plus longtemps qu'avec *B. duttoni*, un haut degré d'infection chez la souris par l'usage régulier du passage sanguin. Soulignons cependant combien cette différence est artificielle puisqu'elle résulte d'une pure manipulation de laboratoire.

#### *Résumons maintenant les points communs :*

1) Hormis la différence soulignée par ZUMPT et rapportée ci-dessus, il existe à d'autres égards une proche parenté sérologique entre les deux souches (voir p. 1).

2) *B. tillae* et *B. duttoni* sont susceptibles d'infecter, outre la souris blanche, le hamster, le rat blanc et le mériion. L'infection est moyenne chez le hamster, faible chez le rat blanc et le mériion.

3) Le cobaye est réfractaire aux deux espèces de Borréliés.

4) *B. tillae* se développe normalement dans les organes d'*O. moubata* (cerveau, glandes salivaires), comme le fait *B. duttoni*.

5) *B. tillae* peut être transmis à la souris blanche soit par la morsure d'*O. moubata*, soit par l'injection intrapéritonéale d'une émulsion des organes de cette tique.

Ainsi, au laboratoire, *B. tillae* et *B. duttoni* se comportent de manière quasiment identique. Du seul point de vue de leur biologie, et tenu compte de leur distribution géographique différente comme de leur vecteur différent, on pourrait admettre que nous sommes en présence de deux variétés d'un même spirochète.

Il ne faut cependant pas oublier que *B. tillae* a été découvert aussi bien sur l'arthropode vecteur que sur le mammifère sauvage. *B. duttoni*, par contre, n'a jamais été trouvé que dans les organes d'*O. moubata*. Malgré d'intenses recherches, un mammifère servant de réservoir à cette Borrelie n'a pu être découvert. *B. duttoni*, selon nos connaissances actuelles, semble avoir perdu son réservoir à sang chaud, si elle en eût jamais un.

Ces réflexions confirment en quelque sorte la théorie de ZUMPT qui voit en *B. tillae* le spirochète ayant donné naissance à *B. duttoni*. Rappelons que HEISCH (1950 et 1952) avait déjà suggéré que l'origine de *B. duttoni* pourrait bien se cacher chez une Borrelie de rongeur. HEISCH écrivait (1950, p. 271): « It is, however, possible that *Sp. duttoni* may have evolved from a rodent spirochaete. »

Cet auteur suggérerait qu'une Borrelie de rongeur sauvage aurait pu rencontrer un *O. moubata* de brousse et s'y adapter.<sup>1</sup> Les Ornithodores auraient alors importé le spirochète avec eux lors de leur installation dans les huttes des indigènes de l'Est africain. Malheureusement, aucune découverte de *B. duttoni*, ni dans les *O. moubata* de brousse, pas plus que dans le sang ou le cerveau du Phacochère, du Porc-épic, etc., n'est venue confirmer cette hypothèse (HEISCH, 1952; GEIGY et MOOSER, 1955).

L'explication de ZUMPT nous paraît plus valable. Une tique, *O. zumpti* en l'occurrence, aurait véhiculé la Borrelie d'un rongeur sauvage à un rongeur commensal de l'homme. *O. moubata* de hutte se serait alors infecté sur les commensaux pour ensuite infliger la maladie à l'homme. Alors la Borrelie se serait adaptée exclusivement à *O. moubata*.

Néanmoins, cette élégante théorie soulève une série de questions dont les réponses permettront de la confirmer ou de l'infirmier. Par exemple, il serait intéressant de savoir si *B. tillae* peut infecter l'homme et le singe. Quelle est la parenté biologique de cette Borrelie avec *B. obermeieri*? *O. zumpti* peut-il transmettre *B. duttoni*? Le poux peut-il aussi transmettre *B. tillae*? Qu'en est-il de la sérologie de *B. duttoni*, *B. tillae* et *B. obermeieri*? De nombreux problèmes donc que nous nous proposons de mettre en chantier.

<sup>1</sup> On sait, en effet, qu'une variété écologique d'*O. moubata* vit communément dans les cavernes d'Oryctéropes (utilisés comme dortoirs par les Phacochères), ainsi que dans les terriers de Porc-épics, etc.

## BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, A. 1958. *Développement embryonnaire d'Ornithodoros moubata (Murray) et transmission transovarienne de Borrelia duttoni*. Acta trop. 15: 15-64.
- GEIGY, R. et AESCHLIMANN, A. 1957. *Ratten als Reservoir von Borrelia duttoni*. Z. Tropenmed. Parasit. 8: 96-108.
- 1964. *Langfristige Beobachtungen über transovariable Übertragung von Borrelia duttoni durch Ornithodoros moubata*. Acta trop. 21: 87-91
- und MOOSER, H. 1955. *Untersuchungen zur Epidemiologie des afrikanischen Rückfallfiebers in Tanganyika*. Acta trop. 12: 327-345.
- MOOSER, H. und WEYER, F. 1956. *Untersuchungen an Stämmen von afrikanischem Rückfallfieber aus Tanganyika*. Acta trop. 13: 193-225.
- HEISCH, R.B. 1950. *On Spirochaeta dipodilli sp. nov. a Parasite of Pigmy Gerbils (Dipodillus sp.)*. Ann. trop. Med. Parasit. 44: (3), 260-272.
- 1952. *First record of Ornithodoros erraticus (Lucas) from Uganda, with some speculations on the origin of Spirochaeta duttoni (Novy and Knapp)*. East African med. J. 29: (11), 477-479.
- SARASIN, G. 1959. *Zum Organotropismus der Spirochaete B. duttoni gegenüber der übertragenden Zecke*. Acta trop. 16: 218-243.
- SCHUHARDT, V. and WILKERSON, M. 1951. *Relapse phenomena in rats infected with single spirochetes (B. recurrentis var. turicatae)*. J. Bact. 62: 215-219.
- ZUMPT, F. 1959. *Is the multimammate rat a natural reservoir of B. duttoni?* Nature 184: 793-794.
- 1962 *Eine neue Spirochaeten-Art, Borrelia tillae (Zumpt und Organ), aus Ornithodoros zumpti (Heisch und Guggisberg) und aus Wildratten in Südafrika*. Sonderdruck aus den Verhandlungen des XI. Intern. Kongresses für Entomologie, Wien, 1960 Bd. III, 107-108.
- and ORGAN, D. 1961. *Strains of spirochaetes isolated from Ornithodoros zumpti (Heisch and Guggisberg) and from wild rats in the Cape Province*. South Afr. J. lab. and clin. Med. 7: 31-35.

# Troubles hormonaux et tumorigénèse : tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès

par

**Alexandre LIPSCHUTZ, Vera I. PANASEVICH,  
Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ**

Institut de Médecine Expérimentale  
Servicio Nacional de Salud, Santiago, Chile

## INTRODUCTION

La grande importance du problème de la tumorigénèse due à des troubles hormonaux est hors de doute. Il suffit de penser aux tumeurs mammaires et utérines, aux tumeurs prostatiques, bénignes et malignes; il n'y a pas de doute que ces tumeurs émanent de troubles hormonaux dans les glandes endocrines dont ces organes dépendent. D'autre part, des tumeurs bénignes et malignes se présentent aussi dans toutes les glandes endocrines elles-mêmes: dans l'hypophyse, la glande thyroïde, dans les surrénales, le pancréas, le testicule et l'ovaire.

C'est peut-être l'ovaire qui, plus qu'aucun autre organe, a permis à l'expérimentation dans ces dernières années d'établir des faits d'ordre fondamental sur l'origine des tumeurs dues à des troubles hormonaux. L'ovaire peut servir d'exemple. Des troubles hormonaux ovariens sont certainement responsables de la tumorigénèse au niveau des glandes mammaires et de l'utérus; et la tumorigénèse ovarienne elle aussi émane de constellations hormonales anormales. Les dernières années ont ouvert des perspectives



nouvelles et inattendues quant à la dynamique hormonale de la tumorigenèse ovarienne. L'école de M. GUYÉNOT, et spécialement M<sup>lle</sup> Kitty PONSE, ont prêté beaucoup d'intérêt à ces problèmes. C'est pourquoi nous nous permettons de résumer ici nos résultats, y compris les plus récents et certains non encore publiés.

#### LA CASTRATION SUBTOTALE

En étudiant il y a plus de 40 ans la maturation folliculaire dans ses aspects quantitatifs, nous avons réduit la masse ovarienne à un petit fragment d'ovaire, le second ovaire étant éliminé (LIPSCHUTZ et VOSS, 1925). C'est ce que nous avons appelé castration subtotale, grâce à laquelle le nombre de follicules primaires présents dans l'organisme est nettement réduit. Et pourtant un tel fragment ovarien permet encore une reproduction quantitative normale (HAMMOND, 1925, chap. III, 1, et V, 2; ASDELL, 1924). Mais ces fragments ovariens montrent aussi des anomalies: il peut y avoir des kystes lutéiniques (Chat, LIPSCHUTZ et VOSS, 1925; Cobaye, LIPSCHUTZ, 1931; LIPSCHUTZ et OSNOVIKOFF, 1932; OSNOVIKOFF, 1934) et des follicules hémorragiques (FH; Lapin; LIPSCHUTZ, 1928). La fonction hormonale d'un tel fragment ovarien est déviée, les glandes de l'endomètre prolifèrent et deviennent kystiques; elles donnent naissance à des polypes; elles pénètrent dans le myomètre; elles forment un adénomyome; l'épithélium du cervix peut proliférer et donner naissance à un épithéliome; il peut y avoir aussi une prolifération du rete et des éléments wolffiens extra-ovariens (LIPSCHUTZ, 1937, 1938; PONSE et DOVAZ, 1950, 1951; BRUZZONE, 1951; BRUZZONE et LIPSCHUTZ, 1954).

Chez la Souris ce sont les FH qui, dans un tel fragment ovarien, attirent l'attention en premier lieu; la présence de FH prouve que c'est une déviation de la fonction gonadotrope hypophysaire qui est en jeu dans les troubles ovariens dus à la castration subtotale. Le trouble ovarien peut même aller beaucoup plus loin: des nodules de cellules lutéiniques sont présents dans le stroma ovarien et un lutéome (L) peut en émaner (LIPSCHUTZ, 1960), un lutéome exclusif, c'est-à-dire sans follicules.

Nous ne saurions pas dire quelle est la vraie dynamique de ces phénomènes pathologiques. S'agit-il de troubles circulatoires qui s'établissent dans le fragment ovarien ? FELS et collab. ont depuis

de longues années étudié les changements histologiques et fonctionnels que l'ovaire de la Rate subit après une ligature du pédicule ovarien (1938, 1942); même des tumeurs telles que des thécomes (L) et des tumeurs dont les cellules sont du type granulosa (TG), peuvent y prendre naissance (1949, 1951, 1957).

#### LA GREFFE OVARIENNE INTRASPLÉNIQUE

Le point critique dans les recherches sur la tumorigénèse ovarienne fut atteint au cours d'expériences de transplantation intrasplénique de l'ovaire, le second ovaire étant éliminé. Chez le Cobaye des FH sont présents dans une telle greffe déjà à la fin du premier mois (LIPSCHUTZ, 1946; LIPSCHUTZ, PONCE DE LEON, WOYWOOD et GAY, 1946; thèses de ceux-ci, 1944). Il s'agit selon toute évidence d'un trouble hypophysaire gonadotrope: les FH n'apparaissent pas dans la greffe intrasplénique si le second ovaire est laissé intact dans l'organisme. Le trouble fonctionnel de l'hypophyse est dû au passage des hormones ovariennes par le foie: les FH n'apparaissent pas non plus dans la greffe intrasplénique si le second ovaire a été greffé dans le rein; mais des FH sont toujours présents si les deux ovaires sont greffés dans la rate (RAMIREZ, IGLESIAS, MARDONES et LIPSCHUTZ, 1953).

La greffe ovarienne intrasplénique chez le Rat a donné des résultats de première importance: des TG apparaissent à environ 11 mois après la transplantation comme l'ont découvert BISKIND et BISKIND (1944). Chez le Cobaye à cette même date, la greffe intrasplénique n'offre que des nodules lutéomateux (LIPSCHÜTZ et collab., 1946). A environ 30 mois le L peut atteindre un poids de 5 gr, contre les 50 à 100 mgr que pèse un ovaire normal de Cobaye (IGLESIAS, MARDONES, LIPSCHUTZ, 1955). A environ cinq ans il peut y avoir, chez le Cobaye aussi, des TG même avec des métastases (MARDONES, IGLESIAS et LIPSCHUTZ, 1955).

De nombreux auteurs ont travaillé comme les BISKIND sur le Rat, aux Etats-Unis (voir la bibliographie LIPSCHÜTZ, 1957, p. 12), mais aussi en France (LACOUR, OBERLING et GUÉRIN, 1951).

L'animal de choix pour les expériences sur la tumorigénèse ovarienne est pourtant la Souris (LI et GARDNER, 1947; LI, 1948; FURTH et SOBEL, 1947; voir la littérature dans le résumé de LIPSCHUTZ, 1957, chap. 5).

ACTION HYPOPHYSAIRE « SIGNIFICATIVE »  
OU « NON SIGNIFICATIVE » ?

Il semblait tout à fait évident que la tumorigénèse dans la greffe ovarienne intrasplénique soit due à une déviation de la fonction gonadotrope. Mais contre toute attente, on a cru pouvoir démontrer que la tumorigénèse ovarienne intrasplénique n'avait rien à faire avec une telle déviation fonctionnelle hypophysaire. On a transplanté l'ovaire dans le rein et d'autres sites, et on a vu des tumeurs se former également dans ces greffes; on a ensuite déclaré que la tumorigénèse ovarienne ne présuppose pas un trouble fonctionnel hypophysaire, qu'elle est due à des conditions locales, le flux d'hormones gonadotropes hypophysaires étant normal (GUTHRIE, 1959). Et même avant ces recherches on avait déjà émis l'opinion qu'il s'agissait, dans cette tumorigénèse ovarienne, en premier lieu (« primarily ») d'un changement dans le comportement (« responsiveness ») de l'ovaire (FURTH, 1957; voir p. 461).

Il nous semble important d'attirer ici l'attention sur certains aspects d'ordre expérimental qui permettent de fixer le problème de la dépendance de la tumorigénèse de l'état de l'hypophyse dans une terminologie plus stricte, en nous référant à des recherches de notre école.

IGLESIAS a étudié la croissance de différentes tumeurs spontanées et transplantables dans la lignée AxC de Rats: tumeur ovarienne, tumeur mammaire, testiculaire, surrénalienne (IGLESIAS et MARDONES, 1956). Cette multiplicité dans la même lignée, de tumeurs qui apparemment dépendent toutes de la fonction organotrope de l'hypophyse, nous a fait penser qu'il existerait dans cette lignée une déviation primaire et héréditaire de cette fonction (LIPSCHUTZ, 1957, p. 28). C'est pourquoi il nous semblait nécessaire de comparer la croissance d'une de ces tumeurs chez des animaux normaux et des animaux hypophysectomisés; on s'est servi dans ce but de la tumeur surrénalienne qui prend et croît pour ainsi dire chez tous les animaux de la lignée AxC (IGLESIAS et MARDONES, 1958). Or, les expériences comparatives ont montré que la tumeur de la surrénale ne prend pas chez des animaux hypophysectomisés (LIPSCHUTZ, MARDONES, BRUZZONE et IGLESIAS, 1960). Mais, les expériences terminées, les doutes



nous vinrent: le fait que la croissance de cette tumeur dépend de la présence de l'hypophyse ne dit nullement que cette croissance tumorale dépendrait d'une *déviati*on fonctionnelle hypophysaire! C'est ainsi que nous sommes arrivés à nous servir d'une terminologie plus appropriée pour exprimer le problème de la dépendance d'une tumorigenèse de l'hypophyse: il reste toujours, dans ces expériences, l'alternative du « flux *a n o r m a l* ou flux *n o r m a l* d'hormones gonadotropes préhypophysaires ». On peut exprimer cette alternative par les mots suivants: la dépendance de la tumorigenèse ovarienne de l'hypophyse est-elle « *s i g n i f i c a t i v e* » ou est-elle « *n o n - s i g n i f i c a t i v e* » ?

Notre raisonnement est applicable aussi aux expériences d'hypophysectomie chez des animaux présentant une tumeur de greffe ovarienne intrasplénique; après hypophysectomie la tumeur entre en régression et disparaît (KULLANDER, 1956; FELS et FOGLIA, 1960, 1961). Ici aussi, subsiste toujours l'alternative du flux normal ou du flux anormal des hormones gonadotropes.

On a étudié le contenu en hormones gonadotropes de l'hypophyse des animaux porteurs d'une greffe ovarienne. Au début JUNGCK et collab. étaient arrivés à la conclusion qu'une telle hypophyse n'était pas identique à celle de l'animal ovariectomisé, quant au contenu d'hormones gonadotropes (JUNGCK, HELLER et NELSON, 1947). D'autres auteurs l'ont partiellement corroboré (GANS, 1950; KULLANDER, 1954, 1956). Mais les résultats de JUNGCK et collab. n'ont pas été corroborés par les vastes études de GREEP et JONES (1950; voir surtout p. 239 et 240) ni par celles de TAKEWAKI (1953). Certes, l'hypophyse de l'animal ayant une greffe intrasplénique n'est pas toujours identique à celle de l'animal castré. Nos propres recherches, non encore publiées, ne laissent pas de doute que l'inactivation de l'œstrogène, lors de son passage par le foie entier, depuis la veine porte jusqu'à la veine hépatique, n'est pas toujours complète. Dans des expériences qui ont duré une année, avec production de tumeurs ovariennes intraspléniques, on trouva à la fin de l'expérience environ la moitié des 81 animaux en plein œstrus et seulement 21 pour cent en ancestrus; la variation entre les groupes a été insignifiante, de 48 à 53% en œstrus (LIPSCHUTZ et PANASEVICH). Mais nous n'avons pas examiné l'état de la muqueuse vaginale au cours de toute l'année. La situation est certainement très complexe. Il semble



pourtant évident qu'il importe peu que l'hypophyse de l'animal à greffe intrasplénique ne soit pas toujours dans le même état que l'hypophyse de l'animal castré (TAKEWAKI, 1953). Ce qui importe c'est le fait très évident que dans différentes conditions expérimentales, comme la castration ou la castration avec greffe intrasplénique, on arrive à différents degrés d'un contrôle défectueux, ou à un trouble différentiel de la fonction gonadotrope de l'hypophyse.

C'est ainsi que nous avons entrepris une importante recherche concernant la question de savoir si la dépendance de la tumorigénèse ovarienne vis-à-vis de l'hypophyse est significative ou non. Au cours de ces recherches le problème de différents degrés d'un contrôle défectueux de l'hypophyse, ou de troubles différentiels de son activité gonadotrope, s'est révélé être d'une importance fondamentale.

#### MICROTUMEURS OVARIENNES INTRARÉNALES ET INTRAHÉPATIQUES

Nous avons étudié en premier lieu des greffes ovariennes intrarénales et intrahépatiques. Les tumeurs ovariennes intrarénales sont beaucoup plus petites que les tumeurs intraspléniques. Nous nous sommes servis comme d'un index, de la surface de la plus grande coupe d'une tumeur, en  $\text{mm}^2$ , mais en supprimant toujours les kystes. Les chiffres qu'on obtient ne sont pas très exacts; mais les différences entre ces tumeurs et celles de la greffe intrasplénique sont d'une dimension telle que les erreurs liées à cette détermination ne sont d'aucune importance. Ainsi la moyenne pour les tumeurs intraspléniques est d'environ 20 à 35  $\text{mm}^2$ . Au contraire, la moyenne pour les tumeurs intrarénales et intrahépatiques n'est que de 1  $\text{mm}^2$  (LIPSCHUTZ et CERISOLA, 1962; LIPSCHUTZ, en collab. avec PANASEVICH, 1962). Les tumeurs ovariennes intrarénales et intrahépatiques sont, en comparaison avec les tumeurs intraspléniques, des microtumeurs.<sup>1</sup> Dans la plupart des cas les microtumeurs sont des L; ce n'est qu'exceptionnellement qu'une

---

<sup>1</sup> Parmi 29 souris porteuses de greffes intrahépatiques combinées avec des greffes intraspléniques nous avons trouvé 1 animal avec macrotumeur intrahépatique contre 16 microtumeurs. Nous n'en connaissons pas l'explication.

TG puisse être présente dans le rein, mais elle est plus fréquente dans le foie.

En faisant la supposition que la dépendance de la tumorigénèse ovarienne de l'hypophyse est significative, on admet implicitement que le flux d'hormones hypophysaires gonadotropes n'est pas non plus normal dans les expériences de greffes intrarénales et intrahépatiques, que le flux anormal est différent selon le site de la greffe ovarienne et que la tumorigénèse ovarienne dépend ainsi d'un trouble différentiel de la fonction hypophysaire gonadotrope.

#### EXPÉRIENCES AVEC GREFFES « COMBINÉES »

Certes, ce ne sont que des suppositions. Or, nous nous sommes servis d'une expérience simple qui permet de contrôler ces suppositions: c'est la greffe simultanée d'un ovaire dans la rate, et de l'autre ovaire dans le rein ou le foie. S'il existe des troubles fonctionnels gonadotropes différentiels, qui d'une manière significative détermineraient le degré de la tumorigénèse, la greffe ovarienne intrasplénique en présence d'une greffe intrarénale ou intrahépatique devrait donner, elle aussi, une microtumeur. Or, l'expérience a entièrement confirmé cette supposition (LIPSCHUTZ et CERISOLA, 1962; LIPSCHUTZ, PANASEVICH et ALVAREZ). Dans les cas tout à fait exceptionnels dans lesquels une greffe ovarienne intrasplénique en combinaison avec une greffe intrarénale a donné une macrotumeur, l'examen histologique révéla que la greffe intrarénale avait disparu, ou presque disparu.

Tout parle en faveur de la conclusion qu'en cas de greffes combinées la condition fonctionnelle hypophysaire coïncide avec la condition hypophysaire qui se présente dans les expériences de greffe intrarénale ou intrahépatique, et non avec celle qui se présente dans les expériences de greffe intrasplénique. La formation d'une tumeur ovarienne dans la greffe intrasplénique présuppose l'intervention significative de l'hypophyse, significative dans un certain sens quantitatif ou qualitatif.

D'importantes recherches ont été réalisées par le groupe de MARCHANT sur des tumeurs ovariennes induites chez des Souris par l'application répétée de la diméthylbenzanthracène sur la peau (HOWELL, MARCHANT et ORR, 1954). Ces expériences, elles aussi,

mènent à la conclusion qu'une intervention significative de l'hypophyse est en jeu dans la tumorigenèse ovarienne (MARCHANT, 1962). Des TG commencent à apparaître dans une des lignées de souris déjà trois mois après le début d'application de la substance carcinogène. Si l'ovaire d'un animal traité pendant seulement 10 à 20 jours avec le carcinogène est transplanté à un animal castré non traité, 75 ou 100% des greffes donnent des tumeurs (MARCHANT, 1959, 1960 b). Mais si un des ovaires de l'animal non traité est laissé intact, la greffe ne donne pas de tumeurs macroscopiquement visibles (1960 a, 1962).

#### EXPÉRIENCES AVEC GREFFES « DOUBLES »

Certes, on pourrait faire l'objection qu'une greffe intrasplénique combinée avec une greffe intrarénale ou intrahépatique ne peut pas évoluer jusqu'aux dimensions de la macrotumeur parce que les deux greffes ovariennes se font concurrence pour les substances gonadotropes hypophysaires disponibles en quantité normale. Une telle concurrence ne pourrait être niée. Mais de nouvelles observations non encore publiées (LIPSCHUTZ, PANASEVICH et ALVAREZ)<sup>1</sup> nous ont permis d'établir qu'une concurrence pour des hormones gonadotropes même si elle existait, ne serait pas suffisante pour expliquer les résultats que nous avons obtenus avec des greffes combinées telles que nous les avons résumées plus haut.

Dans ces nouvelles expériences nous avons combiné deux greffes intraspléniques, une dans le pôle supérieur, l'autre dans le pôle inférieur. Avec ces greffes que nous avons appelées greffes d o u b l e s , la somme des deux index intraspléniques était en moyenne de 25 mm<sup>2</sup>, c'est-à-dire comme dans des expériences de greffes intraspléniques isolées. Au contraire, la somme de l'index intrasplénique et intrarénal dans le cas de greffes combinées fut en moyenne de moins de 2 mm<sup>2</sup>.

Il n'y a plus de doute: ce n'est pas la concurrence pour des hormones gonadotropes qui expliquerait les résultats de nos expériences antérieures avec greffes combinées. Pour le moment nous ne voyons qu'une seule explication: le trouble fonctionnel hypophysaire qui s'établit peu à peu avec une greffe ovarienne intra-

<sup>1</sup> Voir notre toute récente note (1964).



rénale ou intrahépatique, est différent et beaucoup moins prononcé que celui qui s'établit avec la greffe intrasplénique.

Si on met un animal hypophysectomisé ayant une greffe ovarienne intrasplénique en parabiose avec un animal castré, des tumeurs, la TG incluse, apparaissent 8 ou 11 mois après (JOHNSON et WITSCHI, 1961). Or, on se demandera si l'animal castré réagirait toujours de la même façon si lui aussi était porteur d'une greffe ovarienne intrasplénique. Nous supposons qu'il en serait ainsi, en accord avec nos expériences de greffes doubles. D'autre part, nous supposons que la tumorigenèse intrasplénique serait inhibée ou ralentie chez les deux animaux, si l'animal castré était porteur d'une greffe ovarienne intrarénale outre sa greffe intrasplénique, en accord avec nos expériences de greffes combinées.

#### EXPÉRIENCES AVEC DES GREFFES OVARIENNES INTRATESTICULAIRES

Il a été démontré que des tumeurs prennent aussi naissance dans des greffes ovariennes intratesticulaires (GARDNER, 1958, 1961). Ces tumeurs ne sont plus des microtumeurs comme celles du rein; ce sont des macrotumeurs lutéomateuses, avec des index arrivant en 8 à 18 mois à 20 mm<sup>2</sup>, quoique l'index moyen n'arrive pas, pourtant, aux dimensions des tumeurs intraspléniques (LIPSCHUTZ et PANASEVICH). Quelle serait l'explication du fait si évident établi déjà par GARDNER (1961) que le milieu testiculaire favorise la tumorigenèse dans une greffe ovarienne par rapport à des sites comme le rein ou le foie ?

Pour le moment nous ne pouvons faire que des suppositions. Il a été démontré, il y a quarante ans, que la maturation folliculaire dans une greffe ovarienne intrarénale chez le Cobaye est accélérée par des interventions opératoires sur le testicule comme la réduction du testicule à un fragment (LIPSCHUTZ et VOSS, 1924 *a*), mais aussi par la résection de l'épididyme ou le cryptorchidisme expérimental qui ne causent qu'un trouble partiel de la spermatogenèse (LIPSCHUTZ et VOSS, 1924 *b*; LIPSCHUTZ, 1924 *c*; LIPSCHUTZ et collab., 1925 *a*; LIPSCHUTZ et collab., 1925 *c*). Mais un testicule avec des tubes séminifères totalement dégénérés, sans trace de spermatogenèse, reste toujours capable d'inhiber la maturation folliculaire



dans une greffe ovarienne intrarénale (LIPSCHUTZ et collab., 1925 *b*<sup>1</sup>). « On devrait croire que le trouble de la spermatogenèse agit par l'intermédiaire des substances sensibilisatrices qui sont formées dans les tubes séminifères au cours de la dégénérescence de la lignée spermatogénique et qui, de là, entrent dans le sang » (LIPSCHÜTZ et collab., 1925 *c*; LIPSCHUTZ et VOSS, 1926 *a*; LIPSCHUTZ et collab., 1926 *b*; LIPSCHUTZ, 1926 *c*, 1926 *d*). Nos observations ont été confirmées chez le Rat pour des greffes ovariennes sous-cutanées (TAKEWAKI, 1933) et intraspléniques (TAKEWAKI, 1950, 1958). Nous commençons des recherches pour clarifier ce problème.

Pourtant, il existe déjà des données expérimentales de grande importance qui montrent que certaines conditions *humorales* peuvent influencer profondément les relations *hormonales* entre hypophyse et ovaire, y compris la tumorigenèse ovarienne (ELY, 1959). ELY s'est servi d'un sérum antigonadotrope de Lapin qu'on obtient en injectant un extrait d'hypophyse de Mouton (méthode de McSHAN et MEYER, 1941; voir ELY, 1958). Or, un tel sérum injecté à des souris avec greffes ovariennes intraspléniques empêche la production de tumeurs: 8 à 11 mois après la transplantation il n'y a pas eu une seule greffe à tumeur dans un groupe de 37 animaux traités (résumé de Table 1 de ELY). Au contraire, les tumeurs ovariennes intraspléniques apparurent chez 41 entre 66 animaux recevant du sérum normal de Lapin ou du sérum d'animaux injectés avec du muscle cardiaque, ou ne recevant qu'une solution saline.

#### L'ÉVOLUTION DE LA TUMEUR DE CELLULES TYPIQUES DE LA GRANULOSA

Cette tumeur ovarienne est pour ainsi dire le point culminant dans la tumorigenèse qui prend naissance dans la greffe intrasplénique. En étudiant la greffe à différentes époques après la transplantation (GUTHRIE, 1957), on arrive à concevoir toute une

---

<sup>1</sup> La situation semble être différente au cours des expériences chez le Rat: il arrive que le testicule cryptorchique cesse finalement de contrôler l'hypophyse vu la dégénérescence de la glande interstitielle (COURVOISIER et collab. 1952). Mais cela n'est le cas qu'après environ 12 mois et demi ce qui correspondrait à environ 3 ou 4 ans chez le Cobaye. Ce n'est que *très rarement* que nous avons vu des signes de castration sur le penis du Cobaye avec cryptorchidie expérimentale.

échelle évolutive (LIPSCHUTZ, ROJAS, IGLESIAS et CERISOLA, 1960) dont nous ne discuterons pas ici les détails (voir LIPSCHUTZ, 1963). La suite des phases, de FH, L, TG, est la même dans les macro- et microtumeurs; mais dans celles-ci l'évolution est beaucoup plus lente, et comme nous l'avons déjà mentionné, ce n'est que très rarement que le point culminant, c'est-à-dire la TG, est atteint dans la microtumeur intrarénale.

La tumeur ovarienne expérimentale coïncide histologiquement avec certaines tumeurs spontanées chez la Souris (STRONG, GARDNER et HILL, 1937; CRELIN et WOLSTENHOLM, 1951), et chez le Rat (IGLESIAS, STERNBERG et SEGALOFF, 1950), mais aussi avec celles de la femme (GLAZUNOV, 1961). Ce serait pourtant une erreur de penser que la suite des phases évolutives soit toujours la même. Il semble que cette suite dépend de conditions hormonales spéciales et variables dans lesquelles la tumorigenèse a pris naissance. Cela a été mis au clair par l'étude de la TG chez des Souris soumises à l'action stérilisante prolongée de la 19-nor-progestérone (LIPSCHUTZ, IGLESIAS et SALINAS, 1962, 1963). Dans ces conditions expérimentales on observe des foyers de prolifération de cellules du stroma ovarien qui sont très semblables à celles de la granulosa, sans qu'aucune autre phase évolutive préliminaire ne se soit présentée.

Il est important de fixer notre attention un moment sur ce fait: à la suite de l'administration prolongée de 19-nor-progestérone, la tumorigenèse, dans la majorité des cas, a été unilatérale. Nous avons vu des TG chez huit animaux, mais elles n'étaient bilatérales que dans un seul cas (LIPSCHUTZ, IGLESIAS et SALINAS, 1962). On se rappellera ici la remarque de FURTH (1957) disant qu'il s'agit, dans la tumorigenèse de l'ovaire greffé dans la rate, en premier lieu d'un changement dans la « responsiveness » de l'ovaire même. Nos dernières observations expérimentales, surtout celles concernant les greffes combinées, nous obligent à supposer qu'il s'agit dans les expériences de greffe ovarienne, en premier lieu, d'un changement du milieu humoral de l'organisme, d'un trouble hormonal, d'un flux anormal de gonadotropines hypophysaires. Mais la réaction de l'ovaire dépendra, certainement, de son état qui, comme le démontrent les expériences avec la 19-nor-progestérone, est variable: ce n'est qu'un des deux ovaires qui dans la majorité des cas, est capable de répondre par une tumorigenèse.

Dans les recherches classiques de FURTH avec production de tumeurs ovariennes par irradiation isolée de l'ovaire (FURTH et BUTTERWORTH, 1936; FURTH et BOON, 1947), ce sont certainement en premier lieu des changements qui s'établissent dans l'ovaire même et qui déclenchent l'évolution d'une tumorigenèse: l'irradiation sélective des ovaires, le reste de l'organisme étant protégé, suffit pour déclencher la transformation ovarienne (MANDL et ZUCKERMAN, 1956). Mais, comme conséquence immédiate des changements initiaux ou primaires au niveau de l'ovaire, c'est une hyperfonction hypophysaire gonadotrope qui se présente (MANDL et ZUCKERMAN, 1956; ELY, 1960 *a*; et surtout le résumé d'ELY, 1960 *b*, avec importante bibliographie). C'est une situation comparable à celle qui s'établit à la suite de la castration subtotale (LIPSCHÜTZ, 1960). Mais, selon toute évidence, le trouble hypophysaire secondaire est beaucoup plus prononcé après irradiation de l'ovaire qu'après castration subtotale, en jugeant par le degré de la tumorigenèse ovarienne qui en résulte dans l'un ou l'autre des deux cas.

Jusqu'ici nous sommes toujours restés dans le domaine de problèmes touchant les hormones ovariennes et les hormones gonadotropes de l'hypophyse: les hormones ovariennes produites dans le cas d'une greffe intrasplénique passent avant d'arriver à la circulation générale, par le foie où elles sont partiellement inactivées et n'arrivent pas à contrôler la fonction gonadotrope de l'hypophyse; les hormones ovariennes produites dans le cas d'une greffe ovarienne intrarénale passent directement dans la circulation générale et un contrôle de cette fonction hypophysaire s'établit, quoique pas toujours sous une forme parfaite; cela est également valable pour les hormones produites dans des greffes ovariennes intrahépatiques qui n'atteignent la circulation générale qu'après un passage extrêmement court par le foie; les états différentiels du trouble de la fonction hypophysaire gonadotrope, nous les expliquons par les péripéties différentielles des hormones o v a r i e n n e s. Or, nous avons eu la chance de trouver que l'évolution de la tumeur ovarienne intrasplénique peut être ralentie par l'action de la c o r t i s o n e (MARDONES et LIPSCHUTZ, 1956). Il semble justifié de supposer que cette action antitumorigène de la cortisone se réalise au travers de l'hypophyse et qu'elle soit une autre preuve que les différentes fonctions organotropes de l'hypophyse se trouvent dans une dépendance mutuelle; il suffit de mentionner ici les travaux



classiques sur la production de tumeurs surrénaliennes par la castration (WOOLLEY, 1954).

La fonction gonadotrope de l'hypophyse est sous la dépendance de l'hypothalamus (voir les grands résumés de BENOIT et ASSENMACHER, 1953, 1955). C'est ainsi que le chemin est ouvert aux influences psychogènes sur les fonctions organotropes de l'hypophyse et sur la tumorigénèse qui est sous la dépendance de celle-ci (voir la bibliographie de LIPSCHÜTZ, 1962).

Signalons finalement: que la tumorigénèse mammaire spontanée, intimément liée à des troubles hormonaux, est sans aucun doute fortement stimulée par un virus (BITTNER, 1948; DMOCHOWSKI, 1960; DE OME et collab., 1962). On a aussi stimulé par l'administration d'un virus, la croissance de tumeurs mammaires transplantables (RILEY, 1961; MUNDY et WILLIAMS, 1961). C'est ainsi qu'on ne peut pas s'empêcher de penser que la tumorigénèse ovarienne est liée, peut-être, elle aussi à la présence d'un virus.

#### BIBLIOGRAPHIE <sup>1</sup>

- ASDELL, S. A. 1924. *Some effects of unilateral ovariectomy in rabbits.* Brit. J. exp. Biol., 1:473-486.
- BENOIT, J. et ASSENMACHER, I. 1953. *Rapport entre la stimulation sexuelle préhypophysaire et la neurosécrétion chez l'oiseau.* Arch. d'Anat. microsc. et de Morphol. expérim. 42: 334-386.
- et ASSENMACHER, I. 1955. *Le contrôle hypothalamique de l'activité préhypophysaire gonadotrope.* J. de Physiol. 47: 427-567.
- BISKIND, G. R., KORDAN, B. and BISKIND, M. S. 1950. *Ovary Transplanted to Spleen in Rats: The Effects of Unilateral Castration, Pregnancy, and Subsequent Castration.* Cancer Res. 10: 309-318.
- BERNSTEIN, D. E. and GOSPE, S. M. 1953. *The Effect of Exogenous Gonadotrophins on the Development of Experimental Ovarian Tumors in Rats.* Cancer Res. 13: 216-220.
- M. S. and BISKIND, G. R. 1944. *Development of Tumors in the Rat Ovary After Transplantation into the Spleen.* Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 55: 176-179.
- BITTNER, J. J. 1948. *Some Enigmas Associated with the Genesis of Mammary Cancer in Mice.* Cancer Res. 8: 625-638.

---

<sup>1</sup> Voir aussi la bibliographie dans Lipschutz, 63 b.



- BRUZZONE, S. 1950. *Proliferación tumoral uterina por trastorno hormonal ovárico*. Rev. Med. y Aliment. (Santiago) 9: 11-13.
- and LIPSCHUTZ, A. 1954. *Endometrial Adenocarcinoma and Extragenital Tumours in Guinea-Pigs with "Ovarian Fragmentation"*. Brit. J. Cancer 8: 613-626.
- CRELIN, E. S. and WOLSTENHOLME, J. T. 1951. *A Study on the Biologic Activity of a Transplanted Granulosa-Cell Tumor in Castrate C57 Mice*. Cancer Res. 11: 212-215.
- COURVOISIER, B., BACLESSE, M. et GUYON, L. 1952. *Influence de la cryptorchidie et de la castration sur la fonction gonadotrope hypophysaire, déterminée chez le Rat par la greffe ovarienne*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 146: 1654-1656.
- DMOCHOWSKI, L. 1960. *Viruses and Tumors in the Light of Electron Microscope Studies: A Review*. Cancer Res. 20: 977-1015.
- DEOME, K. B., NANDI, S., BERN, H. A., BLAIR, P. and PITELKA, D. 1962. Dans L. Severi, *Morpholog. Precursors of Cancer*, Perugia, pp. 349-368.
- ELY, Ch. E. 1959. *Inhibition of Tumor Formation in Ovarian Splenic Implants after Gonadotrophic Antiserum*. Cancer Res. 19: 37-46.
- 1960a. *Gonadotropic Antiserum Effects in Normal and Irradiated Female Mice*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 105: 111-115.
- 1960b. *A Study of Mouse Ovarian Function after Irradiation*. Cancer Res. 20: 1625-1630.
- FELS, E. 1938. *¿Es el útero un órgano endocrino?* La Prensa Med. Argent. Abril.
- 1942. *Función hipofisaria y ligadura de los ovarios (experimentos de parabiosis)*. Rev. Soc. Arg. Biol. 18: 286-293.
- 1949. *Tumores funcionantes del ovario producidos experimentalmente*. Obstetr. y Ginecol. Lat.-Amer. nº 9: 439-444.
- 1951. *Die Unterbindung des Ovarienstieles als Ursache anatomischer und funktioneller Genitalstörungen*. Archiv. f. Gynäkologie 181: 380-390.
- 1957. *Tumores experimentales malignos del ovario*. Rev. Soc. Méd. Arg. 71: nº 4.
- und FOGLIA, V. 1960. *Ovarienimplantat in Milz und Hypophysektomie*. Acta Endocrinol. 34: 1-7.
- und FOGLIA, V. 1961. *Hypophyse und experimentelle Ovarialtumoren*. Rapports III. Weltkongress f. Gynäkologie u. Geburtshilfe, Nº 213.
- FURTH, J. 1957. *Discussion of Problems Related to Hormonal Factors in Initiating and Maintaining Tumor Growth*. Cancer Res. 17: 454-463.
- and BOON, M. C. 1947. *Induction of Ovarian Tumors in Mice by X-Rays*. Cancer Res. 7: 241-245.

- FURTH, J. and BUTTERWORTH, J. S. 1936. *Neoplastic diseases occurring among mice subjected to general irradiation with X-rays. II. Ovarian tumors and associated lesions.* Am. J. Cancer 28: 66-95.
- and SOBEL, H. 1947. *Transplantable Luteoma in Mice and Associated Secondary Changes.* Cancer Res. 7: 246-262.
- and SOBEL, H. 1947. *Neoplastic Transformation of Granulosa Cells in Grafts of Normal Ovaries into Spleens of Gonadectomized Mice.* J. Nat. Cancer Inst. 8: 7-16.
- GANS, P. 1950. *Acta Physiol. et Pharmacol. Neerl.* 1:279. Voir Takewaki et al., 1952.
- GARDNER, W. U. 1955. *Development and Growth of Tumors in Ovaries Transplanted into the Spleen.* Cancer Res. 15: 109-117.
- 1958. *Further Studies on Experimental Ovarian Tumorigenesis.* Proc. Amer. Assoc. Cancer Res. 2:300.
- 1961. *Tumorigenesis in Transplanted and Nonirradiated Ovaries.* J. Nat. Cancer Inst. 26:829.
- GLAZUNOV, M. F. 1961. *Tumeurs Ovariennes.* En russe. Leningrade.
- GREEP, R. O. and JONES, I. C. 1950. *Steroid Control of Pituitary Function.* Rec. Progr. Horm. Res. 5: 197-261.
- GUTHRIE, M. J. 1957. *Tumorigenesis in Intrasplenic Ovaries in Mice.* Cancer 10: 190-203.
- 1959. *Tumourigenesis in Ovaries of Mice Transplanted to the Liver, Kidney and Adjacent Tissues.* Nature (Lond.) 184: 916-917.
- HAMMOND, J. 1925. *Reproduction in the Rabbit.* Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HOWELL, J. S., MARCHANT, J. and ORR, J. W. *The Induction of Ovarian Tumours in Mice with 9:10-Dimethyl-1:2-Benzanthracene.* Brit. J. of Cancer 8: 635-646.
- IGLESIAS, R. and MARDONES, E. 1956. *The Influence of the Gonads and of Certain Steroid Hormones on the Growth of the Spontaneous and Transplantable Ovarian Tumor in A × C Rats.* Cancer Res. 16: 756-760.
- and MARDONES, E. 1958. *Spontaneous and Transplantable Functional Tumour of the Adrenal Cortex in the A × C Rat.* Brit. J. of Cancer. 12: 20-27.
- MARDONES, E. and LIPSCHUTZ, A. 1953. *Evolution of Luteoma in Intrasplenic Ovarian Grafts in the Guinea-Pig.* Brit. J. of Cancer 7: 214-220.
- STERNBERG, W. H. and SEGALOFF. 1950. *A Transplantable Functional Ovarian Tumor Occurring Spontaneously in a Rat.* Cancer Res. 10: 668-673.
- JOHNSON, D. C. and WITSCHI, E. 1961. *Endocrinology of Ovarian Tumor Formation in Parabiotic Rats.* Cancer Res. 21: 783-789.

- JUNGCK, E. C., HELLER, G. G. and NELSON, W. O. 1947. *Regulation of Pituitary Gonadotrophic Secretion: Inhibition by Estrogen or Inactivation by the Ovaries?* Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 65: 148-152.
- KULLANDER, S. 1954. *Studies in Castrated Female Rats with Ovarian Tissue Transplanted in the Spleen. I. Development during prepuberal age.* Acta Endocrinol., Suppl. 22.
- 1956. *Studies in Spayed Rats with Ovarian Tissue Autotransplanted to the Spleen.* Acta Endocrinol., Suppl. 27.
- LACOUR, F., OBERLING, Ch. et GUÉRIN, M. 1957a. *Tumeurs obtenues par greffes intraspléniques d'organes endocriniens.* Bull. du Cancer 38: 128-143.
- et GUÉRIN, M. 1957b. *Etude de l'hypophyse de rats porteurs de tumeurs des glandes sexuelles provoquées par la méthode de Biskind.* Bull. du Cancer 38: 423-430.
- LI, M. H. 1948. *Malignant granulosa-cell tumor in an intrasplenic ovarian graft in a castrated male mouse.* Am. J. Obst. Gynec. 55: 316-320.
- and GARDNER, W. U. 1947. *Experimental Studies on the Pathogenesis and Histogenesis of Ovarian Tumors in Mice.* Cancer Res. 7: 549-566.
- LIPSCHUTZ, A. 1931. *Über experimentelle Luteinzysten.* Endokrinologie 9: 258-264.
- 1932. *Activation de la préhypophyse par interventions ovariennes.* C. R. Soc. Biol. (Paris) 111: 352-354.
- 1936. *Croissance atypique et destructive des glandes utérines après des interventions ovariennes expérimentales.* C. R. Ac. Sci. 203: 1025-1028.
- 1937. *Hyperplasie expérimentale de l'endomètre avec prolifération atypique et tumorale de l'épithèle utérin après des interventions ovariennes.* Gynéc. et Obstétr. 36: 407-426, 481-498; 1938. 37: 17-43.
- 1946. *Study of the Gonadotrophic Activity of the Hypophysis. in situ.* Nature (Lond.) 157: 551.
- 1955. *Experimentelle Forschung über endokrine Störungen und Geschwulstbildung.* Münch. Med. Wschr. 97: 1023.
- 1957. *Steroid Homeostasis, Hypophysis and Tumorigenesis.* Heffer, Cambridge (Engl.).
- 1960. *Ovarian Tumours and other Tumoral Responses Induced by Subtotal Castration ("Ovarian Fragmentation") in Mice.* Acta Unio Internat. Cancer 16: 149-156.
- 1961. *Recent Progress in the Knowledge of the Origin of Ovarian Tumours.* Proc. Fifth Panamer. Congress of Endocrinol. Lima. pp. 205-217.
- 1962. *Nervous Stimuli and Tumorigenesis.* Dans *On Cancer And Hormones.* Univ. Press, Chicago, pp. 205-212.



- LIPSCHUTZ, A. 1963a. *Trastornos Hormonales y Tumorigénesis: Visión del Experimentador*. X. Congr. Méd., La Habana, pp. 32.
- 1963b. *Experimentelle Ovarialtumoren*. Gynaecologia (Basle) 156: 93-115.
- and CERISOLA, H. 1962. *Ovarian Tumours due to a Functional Imbalance of the Hypophysis*. Nature 193: 145-147.
- CERISOLA, H. and PANASEVICH, V. I. 1964. *The Role of Pituitary Hormones in Ovarian Tumourigenesis*. Acta Union Internat. Cancer. Pas encore publié.
- IGLESIAS, R. and SALINAS, S. 1962. *Ovarian Tumours Induced by a Sterilizing Steroid*. Nature (Lond.) 196: 946-947.
- IGLESIAS, R. and SALINAS, S. 1963. *Further Studies on the Recovery of Fertility in Mice after Protracted Steroid-Induced Sterility*. J. Reprod. Fertil. 6: 99-113.
- MARDONES, E., BRUZZONE, S. and IGLESIAS, R. 1960. *Dependency on the Hypophysis of Tumoral Growth in A × C Rats*. Acta Union Internat. Cancer 16: 203-204.
- et OSNOVIKOFF, B. 1932. *Troubles du cycle sexuel consécutifs à l'intervention ovarienne*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 111: 350-351.
- PANASEVICH, V. I. et ALVAREZ, A. 1964. *New Experimental Evidence of Tumorigenic Hormonal Imbalances*. Nature 202: 503-504.
- PONCE DE LEÓN, H., WOYWOOD, E. and GAY, O. 1946. *Intrasplenic ovarian grafts in the guinea pig and the problem of neoplastic reactions of the graft*. Revue Canad. Biol. 5: 181-198.
- ROJAS, G., CERISOLA, H. and IGLESIAS, R. 1960. *Evolutional Phases of the Intrasplenic Ovarian Tumour in Mice BALB-A*. Union Internat. Cancer 16: 206-210.
- and VOSS, H. E. 1925. *Further developments on the dynamics of ovarian hypertrophy*. Brit. J. exp. Biol. 3: 35-41.
- et VOSS, H. E. 1924a. *Hermaphrodisme expérimental causé par la transplantation ovarienne intrarénale avec réduction de la masse testiculaire*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 90: 1139.
- et VOSS, H. E. 1924b. *A propos de l'action inhibitrice du testicule dans l'hermaphrodisme expérimental glandulaire*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 90: 1332.
- 1924c. *Intervention opératoire testiculaire et antagonisme des glandes sexuelles*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 91: 865.
- KIRNMAN, E. et SVIKUL, D. 1925a. *Troubles de spermatogénèse et action inhibitrice du testicule dans l'hermaphrodisme expérimental*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 92: 1176.
- LANGE, G., ŠVIKUL, D. et TITSO, M. 1925b. *Le testicule cryptorchide dans l'hermaphrodisme expérimental*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 92: 1178.



- LIPSCHUTZ, A., PERLI, H. et SVIKUL, D. 1925c. *Déclanchement de l'effet hormonal féminin par des substances d'origine testiculaire dans l'hermaphrodisme glandulaire latent*. C. R. Soc. Biol. (Paris) 92: 1179.
- und VOSS, H. E. 1926a. *Über die Bedeutung des operativen Eingriffs am Testikel für das Zustandekommen des weiblichen hormonalen Effekts*. Pflüger's Arch. 211: 266.
- TIITSO, M., SVIKUL, D. und VEŠNIAKOV, S. 1926b. *Störung der Spermatogenese und weiblicher hormonaler Effekt*. Pflüger's Arch., 211: 279.
- 1926c. *Über die Bedeutung spermatogener Substanzen für das Zustandekommen des weiblichen hormonalen Effekts. Hormon und Substrat*. Pflüger's Arch. 211: 305.
- 1926d. *Schlusswort*. Pflüger's Arch. 211: 757.
- MANDL, A. M. and ZUCKERMAN, S. 1956a. *The Reactivity of the X-Irradiated Ovary of the Rat*. J. Endocrinol. 13: 243-261.
- and ZUCKERMAN, S. 1956b. *Changes in the Mouse after X-Rays Sterilization*. J. Endocrinol. 13: 262-268.
- MARCHANT, J. 1962. Dans L. Severi, ed., *Morphol. Precursors of Cancer*, Perugia, pp. 709-715.
- 1959. *Breast and Ovarian Tumours in F1 C57BL x if Hybrid Mice after Reciprocal Exchange of Ovaries between Normal Females and Females Pretreated with 9:10-dimethyl-1:2-Benzanthracene*. Acta Union Internat. Cancer. 15: 196-199.
- 1960a. *The Development of Ovarian Tumours in Ovaries Grafted from Mice Pretreated with Dimethylbenzanthracene*. Brit. J. of Cancer, 14: 514-518.
- 1960b. *The Development of Ovarian Tumours on Ovaries Grafted from Mice Pretreated with Dimethylbenzanthracene*. Brit. J. of Cancer, 14: 519-523.
- MARDONES, E., IGLESIAS, R. and LIPSCHUTZ, A. 1955. *Granulosa Cell Tumours in Intrasplenic Ovarian Grafts, with Intrahepatic Metastases, in Guinea-Pigs at Five Years After Grafting*. Brit. J. of Cancer 9: 409-417.
- and LIPSCHUTZ, A. 1956. *On the Influence of Cortisone on the Evolution of Tumoural Growth in Intrasplenic Ovarian Grafts in two Strains of Mice*. Brit. J. of Cancer 10: 517-526.
- MUNDY, Z. and WILLIAMS, P. C. 1961. *Transmissible Agent Associated with Some Mouse Neoplasms*. Science 134: 834-835.
- OSNOVIKOFF, B. 1934. *Estudio experimental sobre el comportamiento histológico y fisiológico del fragmento ovárico*. Anal. Med. Int. (Madrid) 3: 735-764.
- PONSE, K. et DOVAZ, R. 1950. *Sur des adénocystomes multiples chez le cobaye*. Ann. d'Endocrinol. 11: 426-429.

- PONSE, K. et DOVAZ, R. 1951. *Sur un cas de tumeurs multiples chez le cobaye*. Ann. d'Endocrinol. 12: 150-185.
- RAMIREZ, H., IGLESIAS, R., MARDONEZ, E. and LIPSCHUTZ, A. 1953. *Mechanism of Ovarian Control of Hypophyseal Gonadotrophic Function in Guinea-Pig. (Experiments with Intrasplenic Grafts)*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 83: 157-159.
- RILEY, V. 1961. *Virus-Tumor Synergism*. Science 134: 666-668.
- STRONG, L. C., GARDNER, W. U. and HILL, R. T. 1937. *Production of Estrogenic Hormone by a Transplantable Ovarian Carcinoma*. Endocrinol. 31: 268-272.
- TAKEWAKI, K. 1933. *Comparison of the ovarian grafts in normal, castrated and unilaterally or bilaterally cryptorchidized male albino rats*. J. Fac. Sci., Imp. Univ. Tokyo. Section IV, 3: 155-167.
- 1950. *Intrasplenic Ovarian Grafts in Cryptorchidized Rats*. Proc. Japan Acad. 26: 50-54.
- 1953. *Stimulation of Ovaries of Normal Parabionts Joined with Spayed Partners Bearing Intrasplenic Ovarian Grafts*. Japan J. of Zoology 11: 35-38.
- 1958. *Estrogenic effects of intratesticular and subcutaneous ovarian grafts on vaginal grafts in male rats*. Annotationes Zool. Japon. 31: 34-38.
- TAKASUGI, N. and MAEKAWA, K. 1952. *Ovaries of Rats with Gonadectomized Parabionts Bearing Intrasplenic Ovarian Grafts*. Proc. the Japan Acad. 28: 97-101.
- WOOLEY, G. M. 1954. *Carcinogenesis in the Adrenal*. J. Nat. Cancer Inst. 15: 717-719.
-



# Le problème de la détermination du sexe chez *Acomys selousi* de Winton- Cytogénétique du genre *Acomys* (*Rodentia-Murinae*)<sup>1</sup>

par

**ROBERT MATTHEY**

Université de Lausanne

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée

Avec 31 figures dans le texte

## SOMMAIRE

INTRODUCTION . . . . .	120
MATÉRIEL ET TECHNIQUE . . . . .	122
OBSERVATIONS PERSONNELLES . . . . .	122
1. <i>Les divisions diploïdes dans les deux sexes</i> . . . . .	122
2. <i>L'aneuploïdie est-elle due à la technique de l'écrasement ou est-elle inhérente au matériel?</i> . . . . .	127
3. <i>La variation du nombre d'autosomes métacentriques</i> . . . . .	131
4. <i>Le nombre haploïde à la métaphase I du male</i> . . . . .	131
5. <i>Le chromosome X de <i>Acomys selousi</i></i> . . . . .	132
LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ <i>Acomys selousi</i> . . . . .	137
CYTOGÉNÉTIQUE ET TAXONOMIE DU GENRE <i>Acomys</i> . . . . .	138
CONCLUSIONS . . . . .	140
AUTEURS CITÉS . . . . .	142

<sup>1</sup> A la mémoire de mon maître le professeur E. Guyénot.



## INTRODUCTION

Chez les Mammifères euthériens, nous connaissons cinq cas où les chromosomes sexuels diffèrent du type habituel,  $\mathbf{XY/XX}$ .

1. Chez le mâle de l'Insectivore *Sorex araneus* L., R. BOVEY (1949) qui était alors mon élève, a compté 23 chromosomes. En absence de données relatives à la femelle, BOVEY a supposé que cette formule pouvait correspondre soit au schéma  $\mathbf{XO/XX}$ , et la femelle aurait un chromosome de plus que le mâle, soit au schéma  $\mathbf{XY_1Y_2/XX}$ , où c'est le mâle qui aurait un chromosome de plus que la femelle. SHARMAN (1956) montrait que cette seconde hypothèse est exacte, la femelle ayant 22 chromosomes.

2. MATTHEY (1952, 1953) montre que chez *Gerbillus pyramidum* Geoffroy, il y a formation facultative d'un quadrivalent sexuel constitué par l' $\mathbf{X}$ , l' $\mathbf{Y}$  et une paire autosomique, l'un des autosomes et l' $\mathbf{X}$  ayant échangé un bref segment terminal. La disjonction du quadrivalent s'effectuant d'une manière normale en  $(\mathbf{X}+a)$  et  $(\mathbf{Y}+a)$ , le type hétérochromosomique n'est pas fondamentalement modifié.

3. MATTHEY (1953-1964) décrit chez un Microtiné, *Ellobius lutescens* Th., 17 chromosomes, aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Discutant de ce cas, WHITE (1957) suppose que l'élément impair résulterait de la fusion de l' $\mathbf{X}$  et de l' $\mathbf{Y}$  chez le mâle, des deux  $\mathbf{X}$  chez la femelle. Cette hypothèse implique la létalité de la moitié des zygotes,  $(8+8)$  et  $(9+9)$ , les combinaisons  $(8+9)$  et  $(9+8)$  étant seules viables.

4. MATTHEY (1954), puis WAHRMAN et ZAHAVI (1955) retrouvent le type  $\mathbf{XY_1Y_2/XX}$  chez *Gerbillus gerbillus* Olivier, le mâle ayant 43, la femelle 42 chromosomes.

5. Le Campagnol *Microtus oregoni* Bachm. a été tout d'abord étudié par MATTHEY (1956, 1957, 1958). Les cellules somatiques de la femelle présentent 17 chromosomes et le nombre est le même dans les cellules germinales du mâle. MATTHEY se rallie donc à l'hypothèse de WHITE, ce qui postule la létalité de la moitié des zygotes. Mais OHNO, JAINCHILL et STENIUS (1963), après avoir

confirmé les données de MATTHEY, étudient les cinèses somatiques du mâle où ils comptent 18 chromosomes. Ces auteurs rejettent donc l'interprétation de WHITE et supposent que le mâle provient d'un zygote **XY** à 18 chromosomes et, l'**X** ayant été éliminé des spermatogonies, formerait des gamètes (8+O) et (8+Y). Les zygotes ayant reçu un spermatozoïde (8+O) seraient déterminés comme femelles, tous les gamètes de la femelle étant (8+X), parce que, dans l'ovaire foetal, interviendrait une non-disjonction du chromosome **X** et que seules les ovogonies **XX** donneraient des ovules viables. Cette conception compliquée est largement conjecturale, les seuls faits établis étant les suivants:

♂ Soma:	$2N = 18$	♀ Soma: $2N = 17$
♂ Germen:	$2N = 17$	
spermatozoïdes:	$N = 8$ et $9$	

qu'OHNO intègre dans le cadre hypothétique que voici:

Zygote	Soma	Germen	Gamètes
♂: $2N=18$ ( <b>XY</b> )?	$2N=18$ ( <b>XY</b> )	$2N=17$ ( <b>OY</b> )	$N=8$ et $8+Y$
♀: $2N=17$ ( <b>XO</b> )?	$2N=17$ ( <b>XO</b> )	$2N=18$ ( <b>XX</b> )?	$N=8+X$ ?

Remarquons que cette interprétation n'exige pas la létalité de la moitié des zygotes. D'autre part, si MATTHEY, en raison de l'identité des nombres diploïdes, si aberrants qu'une évolution chromosomique parallèle aboutissant indépendamment aux 17 chromosomes d'*Ellobius lutescens* et de *Microtus oregoni* lui semble totalement improbable, avait excipé de cette identité pour postuler une proche parenté entre ces deux Microtinés, la découverte faite par OHNO du nombre 18 dans les cinèses somatiques du mâle montre bien que les deux types de chromosomes sexuels sont très différents.

Pour être complet, il faudrait peut-être rappeler encore le cas de *Microtus montebelli* Edw. chez lequel OGUMA (1937) avait compté 31 chromosomes et conclu à une digamétie mâle de type **XO**. WHITE (1960) admet que les observations de OGUMA ne sont pas douteuses, mais il pense que l'absence de chromosome **Y** chez un mâle de Mammifère est théoriquement exclue. Il suppose alors que, comme dans le cas d'*Ellobius*, l'**X** et l'**Y** de *M. montebelli* seraient soudés en un élément unique. A mon avis, il faudrait avant tout confirmer en usant de techniques modernes (OGUMA travaillait sur des coupes) que le nombre impair de 31 est sûrement établi.

A ces cinq cas, je puis en ajouter un sixième qui pose un problème compliqué et dont je ne puis apporter la solution. Il s'agit donc essentiellement de présenter les données du problème que suscite l'analyse chromosomique d'un Muridae africain, *Acomys selousi* de Winton.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les animaux étudiés dans ce travail m'ont été envoyés par le Dr C. A. Hubbard (Malaria Institute, Amani, Tanganika) auquel je dois la première femelle de ma série d'*Acomys* (♀/1), puis par les Dr P. Hanney et T. N. Seenno (Nyasaland Museum, Blantyre) qui m'ont procuré les ♀♀/2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 et les ♂♂/1, 2, 3, 4, 5, 6. Je remercie vivement ces aimables collaborateurs ainsi que le Dr F. Petter (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) qui a vérifié la détermination de tous les sujets.

Le matériel étudié consiste en « squashes » de rate et de testicule obtenus à partir de menus fragments prétraités 13 minutes à l'eau distillée et fixés une heure dans l'acide acétique à 50%. Les préparations ont été colorées à l'hémalum acide ou au Feulgen et montées au Baume de Canada. Une heure et demie avant d'être sacrifiés, les animaux avaient été injectés intrapéritonéalement de 6 mm<sup>3</sup> d'une solution de Colcéamide à 1/1000. Les photographies (négatifs × 600, positifs × 1800) sont ramenées à un grossissement de 1200 fois.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

### 1) LES DIVISIONS DIPLOÏDES DANS LES DEUX SEXES

Au premier abord, l'examen des cinèses spléniques de la ♀/1 révélait l'existence d'un très grand élément impair (fig. 3 et 4), submétacentrique à peu près trois fois plus grand que l'autosome le plus long. L'étude du premier ♂ (♂/1) montrait un chromosome du même type, ayant les mêmes proportions. S'agit-il d'un chromosome sexuel? L'examen des figures 23 à 26 permet de répondre affirmativement: à la métaphase I, nous retrouvons un X-Y typique, positivement hétérochromatique, formé d'un X métacentrique en V associé par l'extrémité de l'un de ses bras à un Y acrocentrique et de longueur égale à celle de l'un des bras de l'X.



En absence de données relatives à la métaphase I dans l'ovogénèse et qui seules pourraient nous renseigner sur le comportement de l'élément impair, il est nécessaire de préciser quel est le nombre diploïde. Or, cette détermination s'avère très difficile dans l'un comme dans l'autre sexe.

Femelle. — Il est superflu de dire que les 31 cinèses retenues finalement pour l'analyse résultent d'une sélection très sévère. A part l'**X** impair, l'assortiment chromosomique se compose d'éléments acrocentriques et métacentriques dont les dimensions sont comprises entre 5 et 1,5  $\mu$ . Comme ces éléments sont au nombre de 60 environ, l'établissement de caryogrammes ne pourrait être qu'arbitraire et le recours à cette technique, souvent si utile, n'a pas de sens dans le cas particulier.

La distinction entre métacentriques et acrocentriques est aisée dans les mitoses colchicinales, ceux-là en forme de X, ceux-ci apparaissant comme des I ou des V selon que les chromatides sont parallèles ou divergentes. L'analyse de 31 mitoses provenant de huit femelles ne permet pas de préciser le nombre diploïde typique ni de fixer quels sont les effectifs relatifs des métacentriques et des acrocentriques. Nous examinerons plus bas comment on peut expliquer cette double inconstance numérique. Pour l'instant, passons en revue les divers types observés.

2N=58,	soit 10 métacentriques,	47 acrocentriques et l' <b>X</b> (fig. 4)
2N=59	» 10	» 48 » <b>X</b> (fig. 2, 5)
2N=59	» 11	» 47 » <b>X</b> (fig. 4)
2N=60	» 10	» 49 » <b>X</b> (fig. 6, 7)
2N=60	» 11	» 48 » <b>X</b> (fig. 3)
2N=60	» 12	» 47 » <b>X</b> (fig. 8, 9)
2N=61	» 12	» 48 » <b>X</b> (fig. 11, 12)
2N=62	» 13	» 48 » <b>X</b>

Notons qu'il n'y a pas de relations robertsoniennes entre le nombre de métacentriques et d'acrocentriques; d'autre part, une seule et même femelle peut présenter des divisions de divers types. Nous avons en effet:

♀/1	2N=59, soit 11 métacentriques,	47 acrocentriques et l' <b>X</b>
	60 » 11	» 48 » <b>X</b>
	60 » 12	» 47 » <b>X</b>



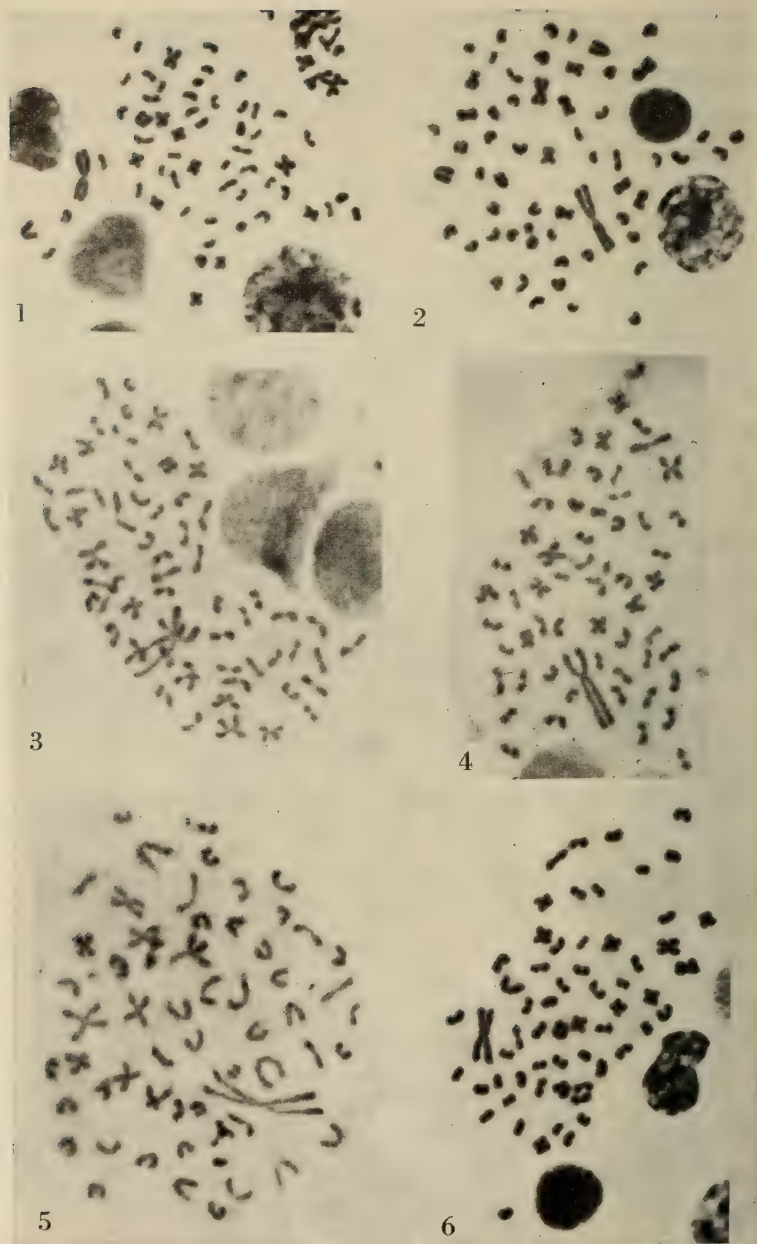


FIG. 1-6.

Mitoses spléniques montrant 58 chromosomes dont 10 autosomes métacentriques (fig. 1, ♀/7), 59/10 (fig. 2, ♀/7), 60/11 (fig. 3, ♀/1), 59/11 (fig. 4, ♀/1), 59/10 (fig. 5, ♀/2), 60/10, (fig. 6, ♀/6).  $\times 1.200$ .

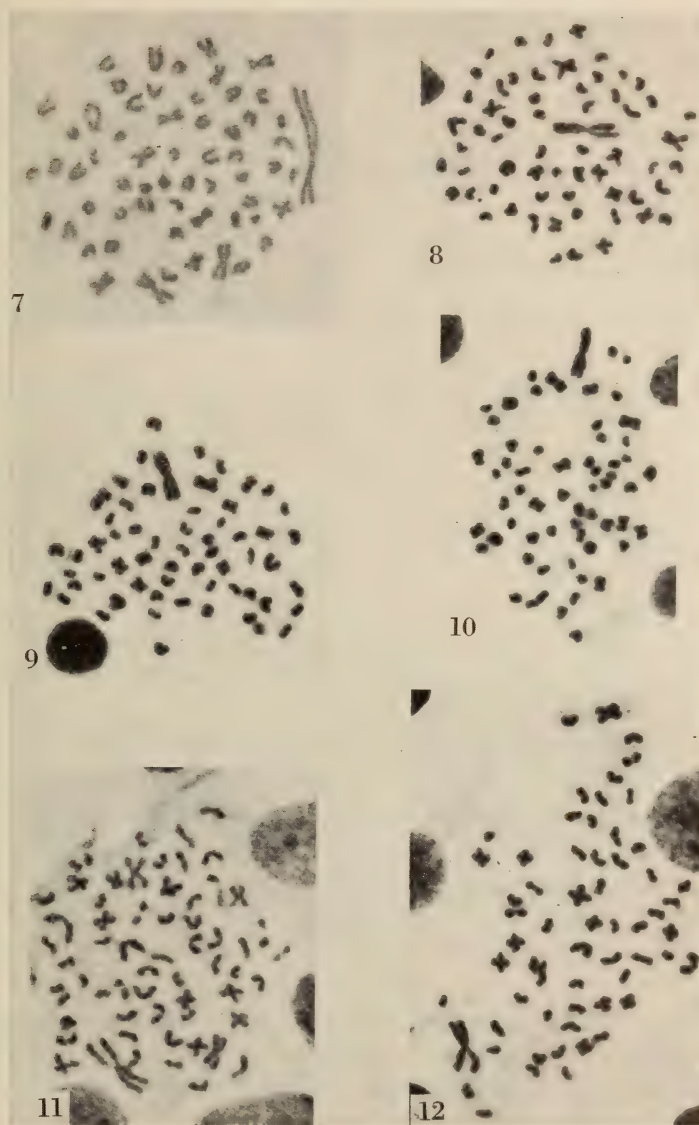


FIG. 7-12.

Mitoses spléniques montrant 60 chromosomes dont 10 autosomes métacentriques (fig. 7, ♀/1), 60/12 (fig. 8, ♀/4), 60/12 (fig. 9, ♀/6), 61/10 (fig. 10, ♀/4), 61/12 (fig. 11, ♀/5), 61/12 (fig. 12, ♀/4).  $\times 1.200$ .

♀/2	2N=60, soit 11 métacentriques, 48 acrocentriques et l'X
♀/3	2N=58, soit 10 métacentriques, 47 acrocentriques et l'X
	58 » 10 » 47 » X
	59 » 10 » 48 » X
	60 » 10 » 49 » X
♀/4	2N=60, soit 12 métacentriques, 47 acrocentriques et l'X
	61 » 12 » 48 » X
	61 » 12 » 48 » X
	61 » 12 » 48 » X
	61 » 12 » 48 » X
	62 » 13 » 48 » X
♀/5	2N=61, soit 12 métacentriques, 48 acrocentriques et l'X
	61 » 12 » 48 » X
	61 » 12 » 48 » X
	61 » 12 » 48 » X
♀/6	2N=60, soit 10 métacentriques, 49 acrocentriques et l'X
	60 » 10 » 49 » X
	60 » 11 » 48 » X
	60 » 12 » 47 » X
♀/7	2N=58, soit 10 métacentriques, 47 acrocentriques et l'X
	58 » 10 » 47 » X
	58 » 10 » 47 » X
	59 » 10 » 48 » X
♀/8	2N=59, soit 10 métacentriques, 48 acrocentriques et l'X
	59 » 10 » 48 » X
	59 » 10 » 48 » X
	59 » 10 » 48 » X
	59 » 10 » 48 » X

Mâle. — 22 divisions ont été retenues, l'une appartenant à un type non observé chez la femelle, soit 62, avec 10 métacentriques, 51 acrocentriques et l'X (fig. 22).

♂/1	2N=60, soit 10 métacentriques, 49 acrocentriques et l'X
	60 » 10 » 49 » X
	62 » 10 » 51 » X
♂/2	2N=60, soit 10 métacentriques, 49 acrocentriques et l'X
	60 » 10 » 49 » X

♂/3	2N=58, soit 10 métacentriques, 47 acrocentriques et l'X				
	58	»	10	»	X
	58	»	10	»	X
	58	»	10	»	X
	59	»	10	»	X
	59	»	10	»	X
♂/4	2N=61, soit 10 métacentriques, 50 acrocentriques et l'X				
	61	»	12	»	X
	61	»	12	»	X
♂/5	2N=58, soit 10 métacentriques, 47 acrocentriques et l'X				
	59	»	10	»	X
	59	»	10	»	X
	59	»	10	»	X
	60	»	10	»	X
♂/6	2N=60, soit 10 métacentriques, 49 acrocentriques et l'X				
	61	»	12	»	X
	62	»	10	»	X

## 2) L'ANEUPLOÏDIE EST-ELLE DUE À LA TECHNIQUE DE L'ÉCRASEMENT OU EST-ELLE INHÉRENTE AU MATÉRIEL ?

La technique utilisée peut entraîner des chromosomes en dehors de leur mitose ou même à l'intérieur d'une autre figure de division: il est exact que, dans les squashes, il est fréquent de rencontrer des cinèses très incomplètes, de petits groupes de chromosomes et même des éléments isolés. Il est fréquent aussi qu'un ou plusieurs éléments soient situés passablement en dehors de la constellation principale à laquelle leur appartenance est alors problématique (voir par exemple les figures 1, 12, 14, 15 et 19).

Dans ce dernier cas, l'examen en contraste de phase fait apparaître nettement le cytoplasme de la cellule observée et permet de trancher la question. Quant à l'irruption de chromosomes étrangers, il est possible de pallier à cette erreur éventuelle en choisissant exclusivement des divisions isolées dont on explore avec soin les environs. Reste alors la perte possible d'un ou deux chromosomes ce qui ne peut être complètement exclu. Je suis donc prêt à admettre que quelques-unes de mes numérations peuvent être inexactes mais que, dans l'ensemble mes résultats sont valables. En faveur



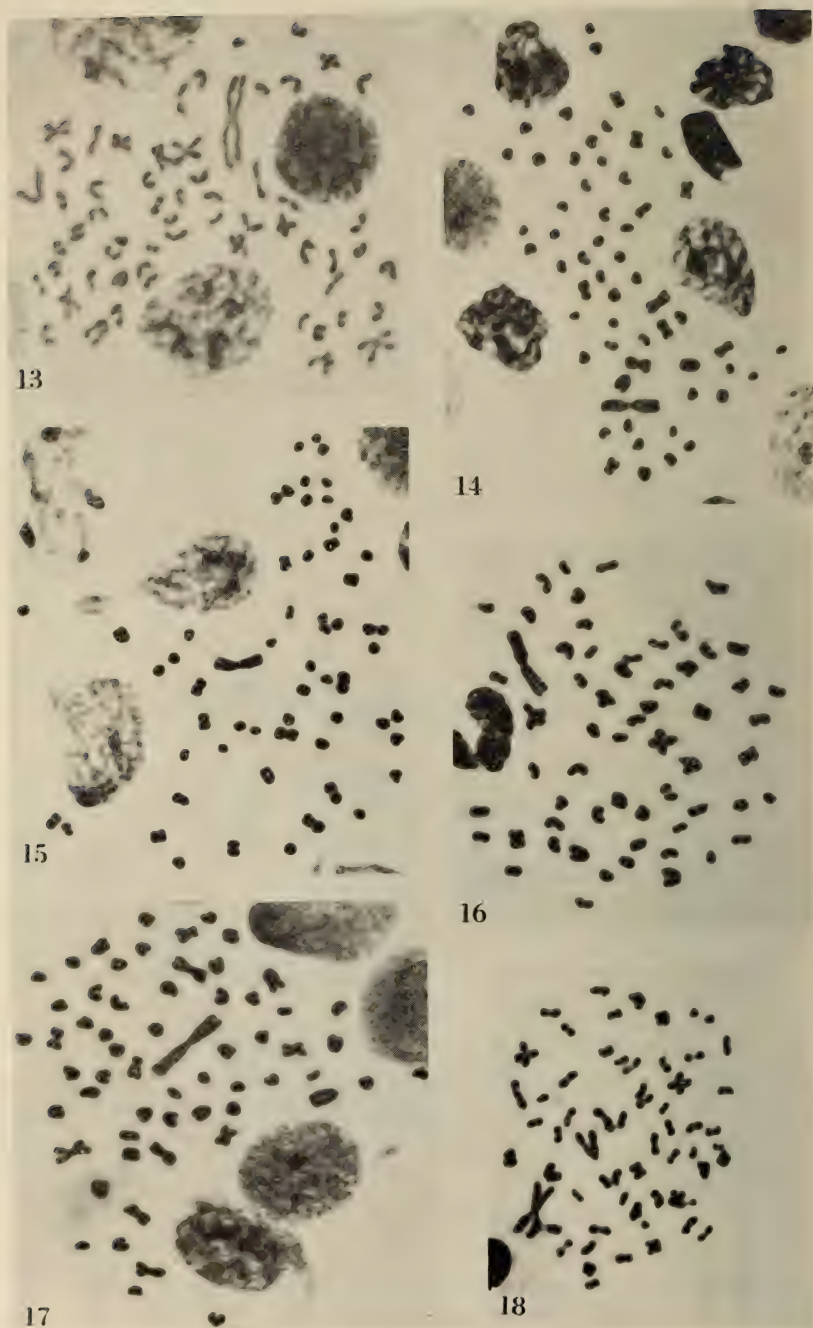


FIG. 13-18.

Mitoses spléniques montrant 58 chromosomes dont 10 autosomes métacentriques (fig. 13, ♂/3), 59/10 (fig. 14, ♂/5), 60/10 (fig. 15, ♂/6), 60/10 (fig. 16, ♂/1), 60/10 (fig. 17, ♂/1), 60/10 (fig. 18, ♂/2).  $\times 1.200$ .

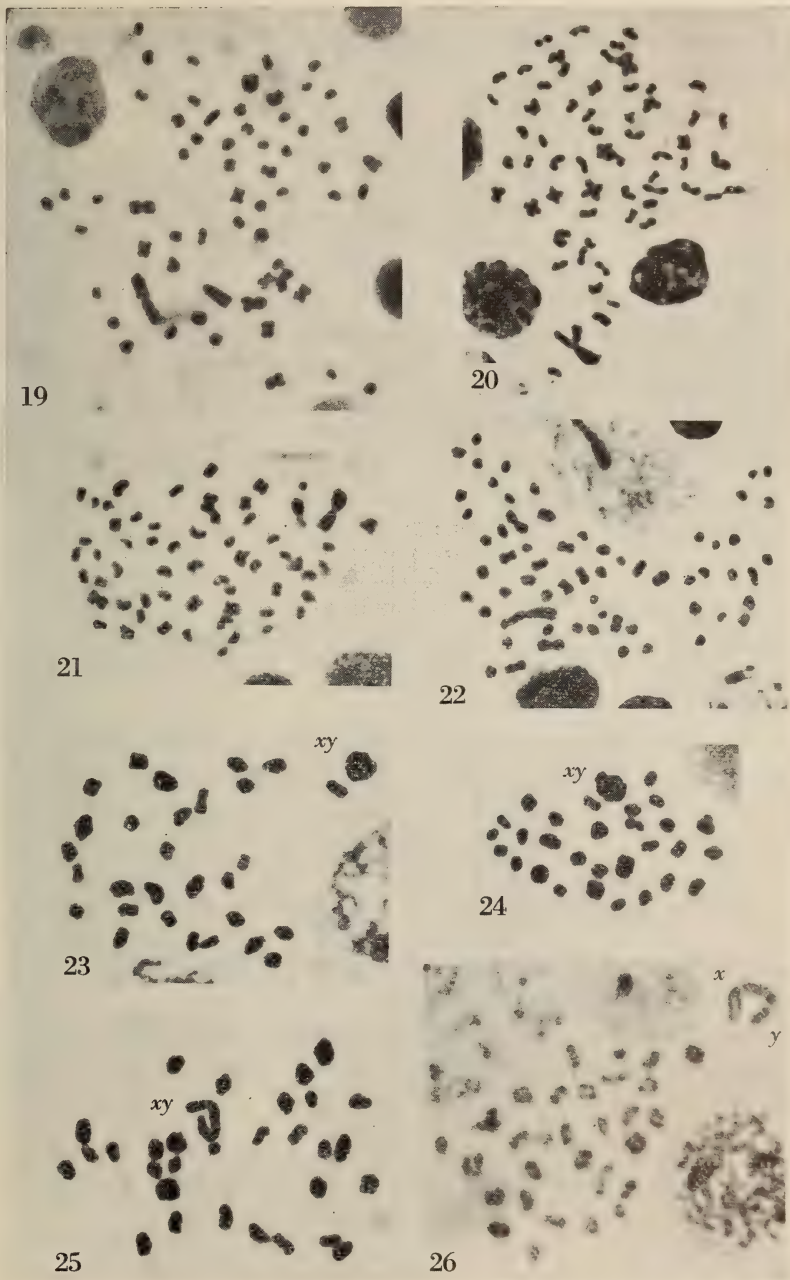


FIG. 19-26.

Mitoses spléniques montrant 61 chromosomes dont 10 autosomes métacentriques (fig. 19, ♂/4), 61/12 (fig. 20, ♂/6), 61/12 (fig. 21, ♂/4), 62/10 (fig. 22, ♂/1).  
 Métaphases 1 à 30 (fig. 23, ♂/3 et fig. 24, ♂/2) et à 31 bivalents (fig. 25, ♂/1 et fig. 26, ♂/2).  $\times 1.200$ .

de cette manière de voir, il faut remarquer que l'amplitude totale de la variation — de 58 à 62 — n'a jamais été observée chez un

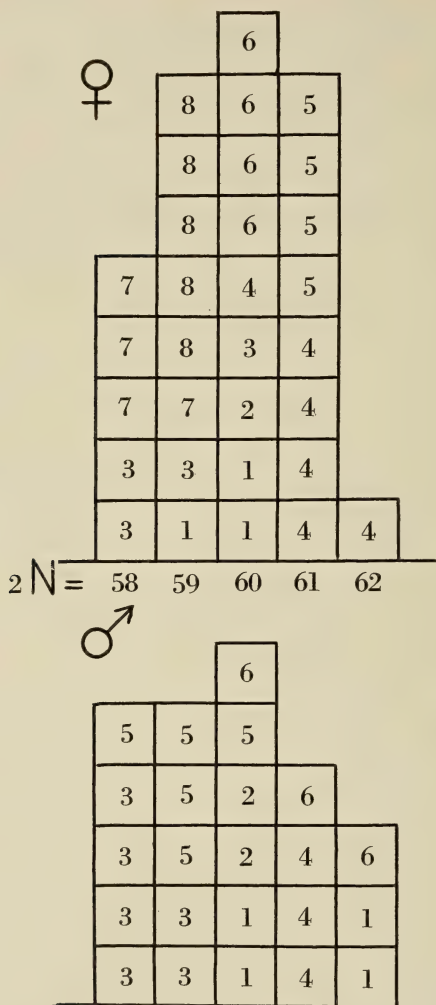


FIG. 27.

Les nombres diploïdes établis dans les divisions spléniques. Le chiffre placé au centre de chaque carré correspond au numéro d'ordre de l'animal.

même individu et que six d'entre eux (♀♀/2, 5, 6, 8; ♂♂/2, 4) ne présentent aucune variation. La figure 27 nous montre en effet les amplitudes suivantes: ♀/1 59-60; ♀/3 58-60; ♀/4 60-62; ♀/7 58-59;

♂/1 60-62; ♂/3 58-59; ♂/5 58-60; ♂/6 60-62. Il est donc probable que nous avons affaire à une variabilité réelle du nombre diploïde dans les cellules somatiques, ce qui est d'ailleurs conforme aux observations de BEATTY (1954).

### 3) LA VARIATION DU NOMBRE D'AUTOSOMES MÉTACENTRIQUES

Laissons de côté les valeurs 9, 11 et 13 rencontrées respectivement, la première et la dernière une fois, la seconde quatre fois. Dans la majorité des cas, nous avons soit 10 métacentriques (17 cinèses de femelle et 19 de mâle), soit 12 (11 cinèses de femelle et 3 de mâle). Le type 10 a été le seul observé chez ♀/3, ♀/7, ♀/8, ♂/1, ♂/2, ♂/3, ♂/5, alors que le type 12 caractérise ♀/4 et ♀/5. Les deux types coexistent chez ♀/6, ♂/4 et ♂/6.

J'ai dit qu'il n'y a pas de relation robertsonienne entre le nombre d'acrocentriques et celui de métacentriques, ces derniers ayant des bras égaux ou subégaux, à l'exception cependant d'une paire dont le caractère nettement submétacentrique (rapport BL/BC voisin de 2) est très net. On pourrait se demander si, dans certains cas, une contraction très accusée du bras court ne ferait pas confondre avec des acrocentriques les éléments de cette paire. Il n'y aurait alors qu'un seul type principal, le type 12. La comparaison des figures des deux types me semble néanmoins parler beaucoup plus en faveur de l'existence objective des deux types.

### 4) LE NOMBRE HAPLOÏDE À LA MÉTAPHASE I DU MÂLE

La spermatogénèse était en moyenne peu active chez les six mâles dont j'ai disposé, les divisions spermatogoniales et les métaphases II manquant presque complètement. Les métaphases I dont les figures 23 à 26 donnent quatre exemples m'ont donné les chiffres suivants:

♂/1 = deux fois 30, une fois 31.

♂/2 = une fois 29, huit fois 30, une fois de 30 à 31 (?).

♂/3 = une fois 29, quatre fois 30.

Au total, deux fois 29, quatorze fois 30 et une fois 30 ou 31. Le nombre N typique est donc de 30, ce qui nous permet de fixer à 60



le nombre  $2N$  du mâle. Il est fort regrettable, comme il ressortira de la discussion ci-dessous, que nous ne puissions déterminer avec sécurité le même nombre chez la femelle.

### 5) LE CHROMOSOME X DE *Acomys selousi*

Avant d'envisager les hypothèses relatives à la détermination du sexe, examinons la morphologie du chromosome X chez les différentes espèces du genre *Acomys*: chez *A. selousi* et *A. subspinosus* (fig. 29), ce chromosome est métacentrique et très grand.

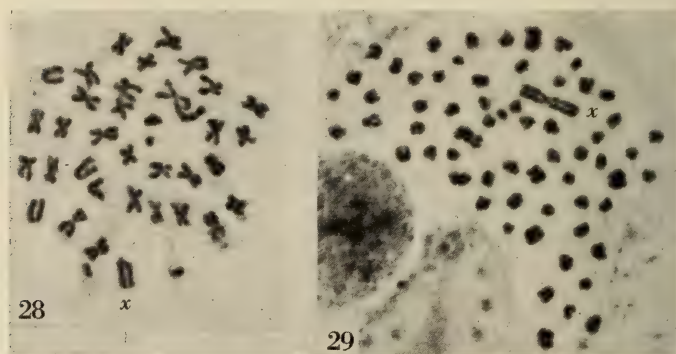


FIG. 28-29.

Le chromosome X chez *A. minous* et *A. subspinosus*. 1.200.

Chez *A. cahirinus*, *A. minous* (fig. 28) et *A. nesiotes*, il est acrocentrique et petit. Il en va probablement de même chez *A. russatus* et *A. ignitus*. Il est vrai que, d'après son aspect à la métaphase I, j'ai décrit comme métacentrique l'X de cette dernière espèce (MATTHEY, 1956), mais l'aspect à ce stade est souvent trompeur en raison du fait que l'X, jusqu'à la fin de la diacinèse, est replié sur lui-même au sein d'un caryosome et qu'à la métaphase il apparaît souvent comme un V, cette forme n'étant que la conséquence attardée de la contrainte à laquelle il a été soumis. Il est en tout cas hors de doute que, par sa taille, l'X de *A. ignitus* est comparable à celui de *A. cahirinus*. En somme, l'X de *A. selousi* se présente comme s'il était formé par deux X de *A. cahirinus* unis

par leurs centromères (fusion centrique), hypothèse qui a été avancée par WHITE (1957) pour rendre compte de la détermination du sexe chez *Ellobius lutescens*.

Pour accéder à une précision meilleure, j'ai procédé à l'évaluation du rapport  $X/nA$ , soit la longueur de l' $X$  divisée par la longueur d'un lot haploïde d'autosomes, cette dernière étant ramenée à 100. Dans un travail récent, OHNO et ses collaborateurs (1964) établissent ce même rapport d'une manière différente de la mienne: nous utilisons tous deux des dessins obtenus par la projection à une grande échelle des chromosomes d'une microphotographie. Alors que je me contente de mesurer la longueur des deux chromatides et d'en prendre la moyenne, OHNO, désirant tenir compte de la largeur, découpe les images chromosomiques agrandies et les pèse. Cette méthode est certainement plus précise, mais nos résultats sont tout à fait du même ordre de grandeur. C'est ainsi que pour des espèces à « petit » chromosome  $X$  (type « originate » de OHNO), cet auteur obtient 5,98% (Homme), 5,60% (Cheval), 6,53% (Chat) alors que pour *A. cahirinus* et *A. ignitus* j'obtiens les rapports respectifs de 7% et 5%.

Avant d'aller plus loin, exposons les idées de OHNO, en relations étroites avec notre sujet: la longueur, ou mieux la masse, totale des chromosomes chez les Euthériens étant approximativement constante, donc indépendante du nombre diploïde, OHNO remarque que si le rapport  $X/nA$  est voisin de 5% dans la majorité des cas, il s'élève à 10% chez *Mesocricetus auratus* et à 15% chez *Microtus oregoni*. Ces deux dernières valeurs caractérisent les types « duplicate » et « triplicate ». OHNO insiste alors sur ce qu'il appelle le caractère ambivalent de l' $X$ , entendant par là que, dans le type « originate », l'existence d'un corpuscule de Barr formé chez la femelle par un seul des deux  $X$ , démontre puisque les deux  $X$  sont génétiquement identiques, que ce chromosome peut être, ou complètement hétérotypique ou complètement euchromatique. Dans le type « duplicate » (Hamster), on constate, chez la femelle, que la chromatine sexuelle, donc la région hétérotypique, est formée d'un  $X$  entier et de la moitié du second  $X$ , de sorte que la partie demeurée euchromatique a la même longueur que dans le type « originate ». Et dans le type « triplicate » (*Microtus oregoni*), l' $X$  unique de la femelle (cinèses somatiques à 17 chromosomes) ne se présente comme euchromatique que sur un tiers de sa lon-

gueur. OHNO en conclut que la portion euchromatique de l'**X** a la même longueur chez tous les Euthériens.

Considérant alors que les chromosomes sexuels étaient à l'origine morphologiquement indifférenciés ou peu différenciés (Anamniotes, Reptiles) et par conséquent totalement euchromatiques;

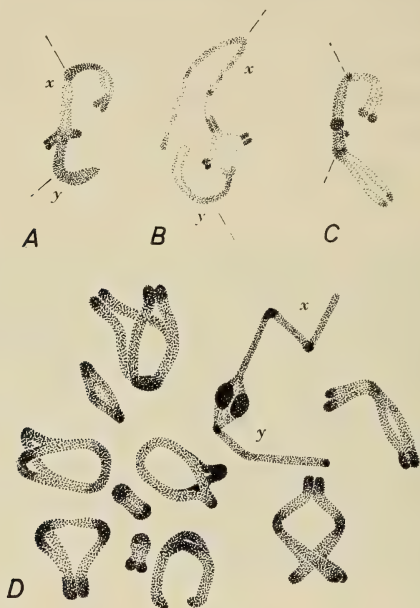


FIG. 30.

Le complexe sexuel à la métaphase I, chez *Cricetulus griseus* (A, B, C) et *Cricetus cricetus* (D). 2.000. (D'après Matthey, 1952).

considérant d'autre part que la différenciation était impossible en absence d'un mécanisme interdisant le crossing-over sur de longs secteurs, mécanisme que fournit l'hétéropycnose; constatant enfin que la différenciation morphologique consiste essentiellement en une réduction de la taille de l'**Y** ou du **W** (la pression de sélection s'exerçant plus fortement sur ces éléments que sur l'**X** où des mutations défavorables peuvent persister à l'état hétérozygote), OHNO conclut que c'est la portion euchromatique de l'**X** « originate » qui perpétue la constitution archaïque de cet hétérochromosome et que cette portion est demeurée stable chez tous les Euthériens.

Cette conception est résolument en contradiction avec celle que j'ai développée (MATTHEY, 1957, 1958, 1963, 1964) pour rendre

compte de la structure des chromosomes sexuels des *Cricetinae* paléarctiques (fig. 30) et surtout des *Mus* du sous-genre *Leggada* (type « duplicate » de OHNO): dès 1957, je montrais que, contrairement aux vues développées à partir de 1934 par DARLINGTON

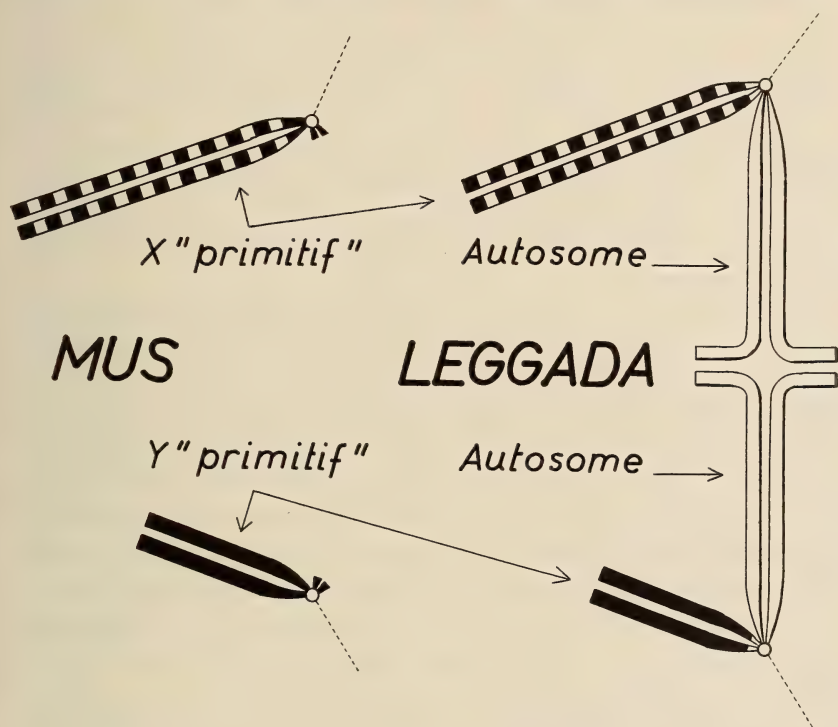


FIG. 31.

Schéma illustrant l'hypothèse de la translocation des chromosomes sexuels « primitifs », sur une paire d'autosomes, ce qui rend possible la formation d'un chiasma.

et KOLLER, l'union méiotique de l'**X** et de l'**Y** par un chiasma ne s'observait que chez les Mammifères à **X** et **Y** très grands et presque homomorphes (précisément le type « duplicate » de OHNO). Puis, j'ai rencontré à l'intérieur du sous-genre *Leggada*, et chez des formes si voisines que la taxonomie classique hésite souvent à les distinguer, tantôt un **XY** de type *Mus* — « originate » — tantôt du même type que chez *Cricetulus* — « duplicate » —. Dans ce dernier cas, le N.F. est inférieur à ce qu'il est dans le premier: c'est ainsi que *Mus* (*Leggada*) *indutus* a 36 chromosomes, tous acrocentriques y compris



l'**X** et l'**Y** de type « originate » alors que *Mus (Leggada) minutoides musculoides* en a 34, l'**X** et l'**Y** étant de type « duplicate ». D'où l'hypothèse que le type « duplicate » résulte d'une translocation relativement récente de l'**X** et de l'**Y** « originate » sur une paire d'autosomes et que c'est au niveau des segments autosomiques que peut se former un chiasma unissant l'**X** et l'**Y** à la méiose (fig. 34).

Je ne prétends pas que ce mode de formation soit le seul qui explique le type « duplicate »: une difficulté apparaît lorsque l'**X** seul est de grande taille, l'**Y** demeurant petit comme dans le type « originate ». Mais cette conception peut s'appliquer dans tous les cas où l'**X** et l'**Y**, presque isomorphes, présentent une association d'apparence chiasmatisque entre deux bras euchromatiques de longueurs égales.

On ne peut pas, par ailleurs, négliger l'argument phylogénétique de OHNO, à savoir qu'avant et au début de leur différenciation morphologique, l'**X** et l'**Y** étaient euchromatiques. Il serait possible de concilier les deux hypothèses en intercalant entre les deux stades de OHNO: I) chromosomes sexuels euchromatiques, morphologiquement indifférenciés; II) chromosomes sexuels partiellement hétérochromatiques, les segments euchromatiques étant primitifs; une troisième phase, ce qui nous donnerait: I) chromosomes sexuels euchromatiques, morphologiquement indifférenciés; II) chromosomes sexuels partiellement hétérochromatiques; III) chromosomes sexuels transloqués sur des autosomes, ceux-ci fournissant une néo-euchromatine.

Il ne faut pas oublier que les notions d'euchromatine et d'hétérochromatine sont très mal définies chez les Mammifères et encore obscurcies par le concept d'hétéropycnose: si nous définissons l'hétérochromatine, non par une constitution chimiquement distincte de celle de l'euchromatine, mais par l'asynchronisme de son évolution (synthèse de *ADN*, spiralisation) et que nous appelons hétéropycnotiques les segments où cet asynchronisme se manifeste, nous ne comprenons pas pourquoi un seul des deux **X** de la femelle forme la chromatine sexuelle, devient donc hétéropycnotique, alors que l'autre se comporte comme un autosome (comportement ambivalent de OHNO). Et, d'autre part, une autre difficulté apparaît: les généticiens considèrent comme inerte, ou comme dotée seulement de gènes à effets cumulatifs faibles, l'hétérochromatine qui serait dès lors constitutionnellement différente de l'euchromatine.

Revenant pour terminer à *A. selousi*, retenons que l'**X** métacentrique a des dimensions et une forme qui peut permettre de supposer qu'il résulte d'une fusion centrique des deux **X** acrocentriques de type *A. cahirinus*.

## LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ *Acomys selousi*

Aussi longtemps que les divisions méiotiques de la femelle nous sont inconnues, nous ne pouvons que formuler des hypothèses. Rappelons quels sont les faits dont nous disposons et qui peuvent être considérés comme acquis: ♂: **2N** = 60; **N** = 30; **XY** se disjoignant à l'anaphase I. ♀: **2N** = 60 (+ ou — 2?); un seul **X** qui, comme celui du mâle, est un métacentrique représentant environ 19% de la longueur d'un lot haploïde d'autosomes.

1<sup>re</sup> hypothèse. ♀: **XO**, ♂: **XY**. Les combinaisons **XX** et **OY** sont létales. *A. selousi* est un « Turner » et le nombre diploïde de la femelle serait 59.

2<sup>e</sup> hypothèse. L'**X** correspond en réalité à deux **X** acrocentriques unis par fusion centrique: ♀: **XXO**, ♂: **XXY**. Les combinaisons **XXXX** et **OY** sont létales. La femelle a 59 chromosomes et le mâle est un « Klinefelter »!

3<sup>e</sup> hypothèse. Fondée sur la supposition qu'il y ait, chez la femelle, 1 à 3 chromosomes surnuméraires (cinèses somatiques à 60, 61, 62) représentant des segments d'un **X** perdu s'associant à l'**X** observé, lors de la méiose, assurant éventuellement la coorientation des éléments du complexe sexuel à la métaphase I.

♀: **X**/( $x_1 x_2 x_3$ )

♂: **XY**

Les combinaisons **XX** et ( $x_1 x_2 x_3$ )**Y** sont létales.

4<sup>e</sup> hypothèse. L'**X** ne se dédoublerait pas à l'anaphase II et les ovules renfermeraient (**N** autosomes + **X**) ou bien, si le chromosome sexuel est expulsé avec le second polocyte, **N** autosomes. Dans ce cas, les femelles recevraient leur **X** de leur père et les mâles de leur mère. Les zygotes (**2N** + **2X**) et (**2N** + **Y**) seraient létaux, cette léthalité de la moitié des zygotes étant le trait commun aux quatre hypothèses, à moins que n'interviennent des mécanismes de fécondation préférentielle.

Cette dernière hypothèse a un seul mérite, celui de se prêter à une vérification par voie génétique, qui serait facile si l'on obtenait des mutations liées au sexe. Cytologiquement, la chance de pouvoir étudier les divisions méiotiques de la femelle reste faible.

On pourrait imaginer encore d'autres variantes. Je préfère poser le problème en faisant remarquer que si le cas d'*A. selousi* est particulièrement obscur, ceux d'*Ellobius lutescens* et de *Microtus oregoni* ne sont pas complètement élucidés, ces trois exceptions à la détermination **XX/XY** relevant chacune d'un mécanisme différent.

## CYTOGÉNÉTIQUE ET TAXONOMIE DU GENRE *Acomys*

Nous connaissons actuellement les formules chromosomiques de sept espèces: en voici la liste, le nombre fondamental (**N.F.**) étant approximatif:

Espèce	Référence	2N	N. F.	Chrom. sex.	X
<i>A. cahirinus</i> Desm.	WAHRMAN et ZAHAVI (1953)	38	70	<b>XY/XX</b>	petit
<i>A. nesiotus</i> Bate	ZAHAVI et WAHRMAN (1953)	38	68	—	petit
<i>A. minous</i> Bate	MATTHEY (1963) I:	38	66	—	petit
		40	68	—	<b>X/Na</b> = 7%
<i>A. russatus</i> Wagner	WAHRMAN et ZAHAVI (1953)	66	66	—	petit
<i>A. ignitus</i> Dollm.	MATTHEY (1956)	50	66	—	petit
<i>A. subspinosus</i> Waterh.	MATTHEY (1964)	64	66	♂: <b>XY</b> ♀: ?	<b>X/Na</b> = 5% grand
<i>A. selousi</i> de Winton	MATTHEY (ce travail)	60	70-72	♂: <b>XY</b> ♀: ?	<b>X/Na</b> = 15% grand
				♂: <b>XY</b> ♀: ?	<b>X/Na</b> = 19% grand

Si les nombres diploïdes sont très divers, de 38 à 64, les **N.F.** compris entre 66 et 72 démontrent une évolution chromosomique fondée essentiellement sur des processus de fusions/fissions centriques et le genre se présente comme une série robertsonienne, ce qui est rare chez les *Murinae* (MATTHEY, *passim*).

Au point de vue de leur distribution géographique, les *Acomys* peuplent l'Afrique orientale, de l'Egypte au Cap. Ils atteignent la région paléarctique colonisant les rivages méridionaux de la Médi-



terranée et le Maroc, habitant les îles de Chypre et de Crète, leur expansion étant, selon DIETERLEN (1963) limitée par l'isotherme de 12° en janvier. A l'est, ils se rencontrent, à partir de la Syrie et de la Palestine, jusqu'en Perse.

ELLERMAN (1941) reconnaît deux groupes d'espèces, les groupes *subspinosus* et *cahirinus*, ce dernier divisé en trois sections. Voici cette classification où j'introduis les formes dont la cytologie chromosomique est connue.

Groupe *subspinosus*: une seule espèce, *A. subspinosus*.

Groupe *cahirinus*: section A: *russatus*: une espèce, *A. russatus*, avec deux races; section B: *wilsoni*: une espèce avec cinq races; section C: *cahirinus*: treize espèces avec vingt races, dont *A. cahirinus*, *A. nesiotés* et *A. minous* (tous deux considérés comme sous-espèces de *A. dimidiatus*), *A. ignitus* et *A. selousi*.

Les expériences d'hybridation de ZAHAVI et WAHRMAN (1956) d'une part (*cahirinus* × *nesiotés*), de DIETERLEN (1963) d'autre part (*cahirinus* × *minous*), montrent clairement que *nesiotés* et *minous* se rattachent étroitement à *cahirinus* avec lequel ils produisent des hybrides, mais des hybrides pratiquement stériles, la spéciation des deux formes insulaires ayant donc pratiquement abouti à un isolement sexuel qui permet de parler de « bonnes » espèces. Il est vrai qu'ELLERMAN souligne un « surprising lack of distinction between many of the » « species » dans le groupe *cahirinus*, remarque qui autorise la supposition que *A. dimidiatus* n'est peut être pas différent de *A. cahirinus*.

La place de *A. selousi* dans le groupe *cahirinus* est, si l'on admet la validité du critère chromosomique, plus que contestable: avec ses 60 chromosomes et son X métacentrique de grande taille, *A. selousi* ressemble beaucoup à *A. subspinosus* (2N = 64, X métacentrique très grand), espèce dont la formule chromosomique de la femelle n'est pas connue et dont il est par conséquent impossible de dire si elle a le même type aberrant de détermination sexuelle que *A. selousi*. Si tel était le cas, les deux *Acomys* seraient à rapprocher étroitement.

Dans le supplément à son ouvrage, ELLERMAN (1949) tend à considérer *A. russatus* comme une sous-espèce de *A. cahirinus*. Enfin, ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN (1953) ne reconnaissent plus que quatre espèces, *A. cahirinus*, *A. russatus*, *A. wilsoni*, *A. subspinosus*.



A cette faillite de la taxonomie typologique répond un clair jugement de la cytogénétique: elle nous montre que les trois formes, *A. cahirinus*, *A. nesiotés*, *A. minous* ont, encore que très proches, atteignent un degré d'isolement sexuel qui les promeut au rang d'espèces. Elle met en évidence des différences de formules chromosomiques qui sont telles que, même en absence de tentatives de croisements, on peut conclure sans risque d'erreur à l'indépendance spécifique de *A. russatus*, *A. ignitus*, *A. subspinosus* et *A. selousi*.

La situation d'ensemble est comparable à celle que montrait naguère le genre *Meriones* dont les taxonomistes avaient à peu près trié les espèces, sans pouvoir être certains de leurs déterminations, cependant que l'analyse chromosomique (MATTHEY, 1957) permettait de séparer sans peine les *Meriones* à 42, 44, 46, 60 et 72 chromosomes, un critère quantitatif étant d'un maniement bien plus facile que l'évaluation qualitative de plusieurs caractères individuellement variables.

## CONCLUSIONS

1. *Acomys selousi* a une formule chromosomique comprenant 60 (+ ou —2) chromosomes dans les cellules diploïdes somatiques du mâle et de la femelle. Chez le mâle, les métaphases I montrent 30 bivalents.
2. Le mâle possède un grand chromosome **X** métacentrique et un chromosome **Y** acrocentrique dont la taille est égale à celle de l'un des bras de l'**X**. Chez la femelle, le chromosome **X** est unique. Dans les deux sexes, sa longueur représente du 15 au 20% de celle d'un lot haploïde d'autosomes.
3. Les hypothèses que l'on peut envisager relativement à la détermination du sexe impliquent la létalité de la moitié des zygotes. Aucune d'entre elles n'est satisfaisante.
4. Les formules chromosomiques connues permettent d'affirmer que *A. cahirinus*, *A. nesiotés*, *A. minous*, *A. russatus*, *A. ignitus*, *A. subspinosus* et *A. selousi* sont de « bonnes » espèces. Contrairement aux vues de la taxonomie, *A. selousi* et *A. subspinosus* semblent très proches.

5. Les N.F. très voisins des diverses espèces d'*Acomys* (66-72), les nombres 2N étant de 38, 40, 50, 60, 64 et 66, permettent d'affirmer la prédominance des fusions/fissions centriques dans l'évolution chromosomique du genre.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Chromosomen-satz von *Acomys minous* besteht von 60 (+ oder —2) Chromosomen in den somatischen Teilungen des ♀ und des ♂. Die Metaphase I des ♂ zeigt 30 Bivalente.
2. Das ♂ besitzt ein grosses metazentrisches X-chromosom sowie ein akrozentrisches Y dessen Grösse dieselbe ist wie die eines Armes des X. In beiden Geschlechtern stellt die Länge des X zwischen 15 und 20% der Länge eines haploiden autosomalen Satzes dar.
3. Die möglichen Annahmen betreffend die Geschlechtbestimmung sind nicht vollkommen befriedigend und verlangen die Letalität von 50% der Zygoten.
4. Die Chromosomen-sätze innerhalb der Gattung *Acomys* zeigen deutlich, dass *A. cahirinus*, *A. nesiotes*, *A. minous*, *A. russatus*, *A. ignitus*, *A. subspinosus* und *A. selousi* als gültige Arten zu betrachten sind. Im Widerspruch mit den Hypothesen der Taxonomie, sehen *A. subspinosus* und *A. selousi* sehr eng verwandt aus.
5. Die N.F. der verschiedenen Arten schwanken zwischen 66 und 72. Da die 2N-Werte zu 38, 40, 50, 60, 64 und 66 gleich sind, ist die Annahme berechtigt, dass die chromosomiale Evolution hauptsächlich durch zentrische Fusionen und Fissionen entstanden ist.

### SUMMARY

1. By *Acomys selousi* there are 60 (+ or —2) chromosomes in the somatic divisions of the ♀ and of the ♂. The first metaphases show 30 bivalents in the male.
2. The ♂ has a big metacentric X and an Y which is as long as one arm of the X. There is a single X by the ♀. In both sexes, the

length of the **X** is equal to 15-20% of the length of an haploid set of autosomes.

3. The possible hypothesis concerning the sex-determination are not very satisfying and implicate the letality of half the zygotes.
4. The comparizon of the chromosome sets in the Genus *Acomys* shows that *A. cahirinus*, *A. nesiotes*, *A. minous*, *A. russatus*, *A. ignitus*, *A. subspinosus* are « true » species. In contradiction with the views of the classical Taxonomy, *A. selousi* and *A. subspinosus* seem very near akin.
5. The **N.F.** of the different species are enclosed between 66 and 72. As the diploid numbers are equal to 38, 40, 50, 60, 64 and 66, it is evident that the evolution of the chromosome complement proceeded mainly through centric fusions or fissions.

#### AUTEURS CITÉS

- BEATTY, R. A. 1954. *How many chromosomes in mammalian somatic cells?* Int. Rev. Cytol. 3: 177-197.
- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* Rev. suisse Zool. 56: 371-460.
- DIETERLEN, F. 1963. *Zur Kenntnis der Kreta-Stachelmaus, Acomys (cahirinus) minous Bate.* Z. Saugetierk. 28: 47-57.
- ELLERMAN, J. R. 1940, 1941, 1949. *The families and genera of living rodents.* Trust. Brit. Mus.
- MORRISON-SCOTT, T. C. S. and HAYMAN, R. W. 1953. *Southern african mammals 1758-1951. A reclassification.* Trust. Brit. Mus.
- MATTHEY, R. 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae).* Chromosoma 5: 113-138.
- 1952. *Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur (Gerbillus pyramidum Geoffroy).* Arch. J. Klaus Stift. 27: 163-166.
- 1953. *Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs.* Rev. suisse Zool. 60: 225-283.
- 1953. *La formule chromosomique et le problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas (Rodentia-Muridae-Microtinae).* Arch. J. Klaus Stift. 28: 65-73.
- 1954. *Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre Gerbillus (Rodentia-Muridae-Gerbillinae).* Experimentia 10: 464.
- 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae.* Caryologia 6: 1-44.

- MATTHEY, R. 1954. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae*. Rev. suisse Zool. 62: 163-206.
- 1956. *La formule chromosomique de quelques Murinae (Muridae-Rodentia-Mammalia)*. Arch. J. Klaus Stift. 31: 294-306.
- 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 64: 39-71.
- 1957. *Analyse cytotaxonomique de huit espèces de Muridés. Murinae, Cricetinae, Microtinae paléarctiques et nord-américains*. Arch. J. Klaus Stift. 32: 385-404.
- 1957. *Cytologie et Taxonomie du genre Meriones Illiger (Rodentia-Muridae-Gerbillinae)*. Säugetierkunde. Mitt. 5: 145-150.
- 1957. *Les bases cytologiques de l'hérédité «relativement» liée au sexe chez les mammifères*. Experientia 13: 341-347.
- 1958. *Un nouveau type de détermination chromosomique du sexe chez les mammifères Ellobius lutescens Th. et Microtus (Chilotus) oregoni Bachm. (Mur des-Microtinés)*. Experientia 14: 240.
- 1958. *Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia)*. Acta tropica 15: 97-117.
- 1958. *Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique*. Arch. J. Klaus Stift. 33: 297.
- 1960. *Chromosomes, hétérochromosomes et cytologie comparée des Cricetinae paléarctiques (Rodentia)*. Caryologia 13: 199-223.
- 1962. *Etudes sur les chromosomes d'Ellobius lutescens Th. (Mammalia-Muridae-Microtinae). I. Essai critique sur la valeur des critères proposés par le «Système Denver» pour l'identification des chromosomes homologues*. Cytogenetics 1: 180-195.
- 1963. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique et intraindividuel chez Acomys minous Bate (Mammalia-Rodentia-Muridae). Etude cytologique des hybrides Acomys minous ♂ X Acomys cahirinus ♀. Le mécanisme des fusions centriques*. Chromosoma 14: 468-497.
- 1963. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère Leggada minutoides Smith (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 70: 173-190.
- 1963. *Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes bufo-triton et minutoides (Mammalia-Rodentia)*. Cytogenetics 2: 290-322.
- 1964. *Etudes sur les chromosomes d'Ellobius lutescens (Mammalia-Muridae-Microtinae). II. Informations complémentaires sur les divisions méiotiques*. Rev. suisse Zool. 71: 401-410.



- OGUMA, K. 1937. *Absence of the Y-chromosome in the vole Microtus montebelli* Edw., with supplementary remarks on the sex chromosomes of *Eutamias* and *Apodemus*. Cytologia Fujii Jub. 5: 796-808.
- OHNO, S., JAINCHILL, J. and STENIUS, C. 1963. *The creeping-vole (Microtus oregoni) as a gonosomic mosaic. I. The OY/XY constitution of the male*. Cytogenetics 2: 232-239.
- SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew*. Nature 177: 941-942.
- WAHRMAN, J. and ZAHAVI, A. 1953. *Intra-Generic difference in chromosome numbers of spiny-mice (Rodentia-Murinae)*. Bull. Res. Council. Israël 3: 265.
- and — 1955. *Cytological contributions to the Phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus*. Nature 175: 600.
- WHITE, M. J. D. 1957. *An interpretation of the unique sex-chromosome mechanism of the rodent Ellobius lutescens Thomas*. Proc. Zool. Soc. Calcutta, Mookerjee Memor. Vol. ? : 113-114.
- 1960. *Are there no mammal species with XO males — and if not, why not?* Amer. Nat. 94: 301-304.
- ZAHAVI, A. and WAHRMAN, J. 1956. *Chromosome races in the genus Acomys (Rodentia: Murinae)*. Bull. Res. Council. Israël 5 B: 316.
-

# Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine

par

**A. MOSZKOWSKA**

Laboratoire d'Histophysiologie, Collège de France, Paris

Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte

Ce travail est rédigé à la mémoire d'Emile GUYÉNOT à qui je dois ma vocation et ma première formation de biologiste, car c'est sous sa direction et son influence ineffaçable que j'ai fait mes premiers pas dans la Recherche.

L'étude de l'épiphyse ou glande pinéale, longtemps négligée, est devenue un sujet à l'ordre du jour. Des réunions telles que le « 1<sup>er</sup> Colloque International de la Glande Pinéale » en 1962 à Clermont-Ferrand, suivi en 1963 par « l'International Round Table Conference in the Epiphysis Cerebri » à Amsterdam, témoignent de l'intérêt que présente actuellement ce problème.

Les travaux d'Ariens KAPPERS et coll., de MILINE, ceux de OSCHE, de DE ROBERTIS et coll., de QUAY, de KELLY, de BERTLER et coll., concernant sa morphologie, son ultra structure et sa cytochimie, puis ceux de THIEBLLOT, de KITAY, WURTMAN et coll., de FARELL et coll., concernant sa physiologie, pour ne citer que les plus importants, apportent des faits incontestables en faveur d'une fonction sécrétoire de la glande pinéale.

Nous allons relater uniquement les résultats personnels obtenus pendant les années 1958-1963, et essayer de tirer des conclusions

afin de faire un pas en avant dans l'étude du problème que présente la fonction épiphysaire antigonadotrope dans l'axe épiphysiohypophysaire-hypothalamique.

Quand nous avons publié dans cette même revue en 1955 un mémoire sur ce même sujet, l'idée de l'antagonisme épiphysiohypophysaire était seulement ébauchée. Au cours des années 1958-1963, nous avons pu établir un certain nombre de faits en faveur de cette hypothèse et de plus, nous avons essayé d'expliquer le mécanisme de cet antagonisme.

Nous pouvons répartir nos recherches en trois parties ou chapitres.

I. Etude de l'action des extraits épiphysaires (fraction non soluble dans l'acétone).

a) in vivo

b) in vitro

II. Etude de l'action de la sérotonine en tant que facteur épiphysaire.

a) in vivo

b) in vitro

III. Etude de l'action de la mélatonine.

a) in vivo

b) in vitro

### *Première Partie*

## ACTION DES EXTRAITS ÉPIPHYSAIRES

### MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous préparons nos extraits à partir des épiphyses de mouton, déshydratées dans l'acétone RP et conservées sous vide à  $-20^{\circ}\text{C}$ , puis broyées dans un mortier en porcelaine. La poudre ainsi obtenue est reprise dans la solution physiologique de Tyrode et traitée par un agitateur magnétique pendant 15 minutes; enfin le liquide obtenu est centrifugé à 6 000 t/min., pendant 20 minutes;  $1\text{ cm}^3$

de cet extrait correspond à environ 8 à 10 épiphyses. Les animaux traités sont des rates Wistar provenant toujours de la même souche. Le traitement débute à 21 jours et dure 11 semaines, les groupes expérimentaux sont les suivants:

- 1) ♀ non traitées et exposées à la lumière du jour.
- 2) ♀ non traitées et exposées à une lumière constante de 80 Watts, à un mètre de distance.
- 3) ♀ recevant tous les 2 jours une injection de 0,5 cm<sup>3</sup> d'extrait épiphysaire et exposées à la lumière du jour.
- 4) ♀ injectées de la même manière pendant 8 jours avant l'exposition à la lumière constante et pendant l'exposition à la lumière constante.
- 5) ♀ injectées dès le 1<sup>er</sup> jour d'exposition à la lumière constante.

Chaque groupe comprend de 7 à 10 animaux et les expériences ont été reproduites à deux reprises (1961, puis 1962).

### *Résultats*

1° Les extraits épiphysaires retardent la date de l'ouverture vaginale chez les ♀ exposées à la lumière du jour.

2°, 3° et 4° L'œstrus permanent ou œstrus prolongé consécutif à l'exposition à la lumière constante est entravé par les extraits épiphysaires, ceci est surtout très marqué quand l'administration des extraits précède l'exposition à la lumière.

5° La diminution du poids des épiphyses des animaux éclairés artificiellement (lumière constante) est empêchée par le traitement épiphysaire.

On constate enfin que non seulement les extraits épiphysaires ont provoqué la diminution de l'œstrogène circulant, mais que le cycle ovarien normal témoigne d'un rétablissement d'équilibre FSH-LH ébranlé par l'exposition à la lumière constante.

Quoique nos résultats confirment ceux de FISKE et coll., puis ceux de WURTMAN, il nous semble prématuré d'attribuer à l'épiphyse le rôle principal dans la réponse de l'hypophyse à la lumière. Dans l'enchevêtrement des réactions hypothalamo-hypophyso-gonadiques, il nous semble plus plausible d'admettre que la diminution du poids épiphysaire, (signe d'épuisement ou d'hypoacti-



tivité?) est consécutive à l'hyperactivité hypophysaire et à un excès d'oestrogène circulant, consécutif à l'oestrus permanent.

FISKE elle-même, observe une hypertrophie épiphysaire après la castration chez le rat adulte; récemment, DES GOUTTES a constaté le même phénomène dès le 6<sup>e</sup> jour chez le rat castré à la naissance.

Bien que la diminution du poids épiphysaire chez les rats hypophysectomisés et éclairés soit incontestable (FISKE), ceci peut aussi bien être dû à l'hypophysectomie qu'à l'influence de la lumière.

Quoi qu'il en soit, l'épiphyse répond aux changements d'équilibre hypophyso-hypothalamique, tels que castration, exposition à la lumière, traitement par les extraits épiphysaires. Pour simplifier le problème que présente l'antagonisme épiphyso-hypophysaire, nous avons employé la méthode d'incubation (étude in vitro).

#### ETUDE DES EXTRAITS ÉPIPHYSAIRES IN VITRO

Par la méthode d'incubation dans le Krebs Ringer à 38°, nous avons pu étudier in vitro l'action des extraits d'épiphyses de mouton sur l'excrétion antéhypophysaire F.S.H.

Nous avons constaté que:

1) Les demi-antéhypophyses incubées seules excrètent une quantité de FSH suffisante pour que le liquide d'incubation de 9 demi-antéhypophyses injecté en trois fractions provoque une réaction gonadostimulante chez la rate impubère de 21 jours, se traduisant au 5<sup>e</sup> jour par une croissance et une maturité folliculaire, et par une augmentation du poids des ovaires et des cornes utérines par rapport à ceux des ♀ témoins (photo 2).

2) Si on ajoute, dans le milieu d'incubation des hypophyses, de la poudre d'épiphyses de mouton, il suffit de 10 mgr de poudre pour diminuer l'excrétion d'une demi-antéhypophyse, avec 60 mgr de cette poudre on peut l'annuler (voir photo 1, l'ovaire n° 1).

3) Enfin, si on injecte le liquide d'incubation d'antéhypophyses incubées seules et le liquide d'incubation de la poudre d'épiphyses incubées seules à la même ♀ impubère, on obtient une réaction gonadotrope tout à fait comparable à celle obtenue dans le 1°, ce qui signifie que la réaction antigonadotrope (anti FSH) a lieu dans le milieu d'incubation in vitro et non sur l'animal testé (voir photo n° 2).

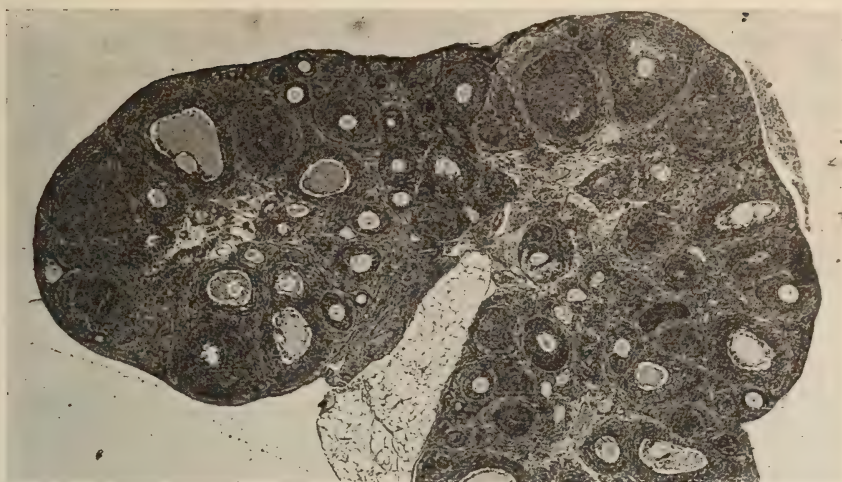


FIG. 1.

Ovaire d'une ♀ impubère de 25 jours ne manifestant pas de stimulation due aux hormones gonadotropes (LH et FSH) (groupes 1. 3. 8. 13. 14. du tableau I).



FIG. 2.

Ovaire d'une ♀ de 25 jours manifestant une stimulation due à l'hormone FSH (groupes 2. 4. 5. 7. 9. 10. du tableau I).



L'étude de l'action directe (in vitro) de l'épiphyse sur l'antéhypophyse nous donne une première réponse sur le mécanisme de l'action de l'épiphyse sur la sphère génitale. L'épiphyse a une action antagonotrope en empêchant l'excrétion hypophysaire FSH, et par conséquent diminue la réponse ovarienne, la croissance et la maturité folliculaires (voir tableau n° I et photos 1 et 2).

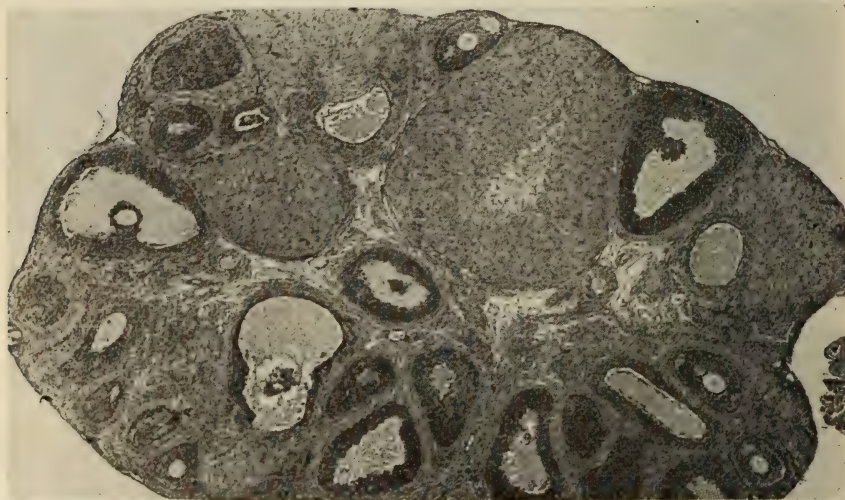


FIG. 3.

Ovaire d'une ♀ de 25 jours manifestant une forte stimulation due aux hormones gonadotropes FSH et LH (groupes 6. 11. et 12. du tableau I).

Dans nos expériences sur le cobaye (1953), dans celles de THIEBLOT et SIMONNET chez le rat (1954), le traitement par les extraits épiphysaires empêche la formation des corps jaunes cycliques; il nous semblait donc évident qu'il devait exister dans l'épiphyse d'autres facteurs antagonotropes, lesquels pourraient suivre une autre voie d'action que le facteur anti FSH.

De plus, deux faits nouveaux sont apparus, concernant la physiologie de l'épiphyse: 1° sa richesse en sérotonine; 2° sa richesse en mélatonine.

Nous nous sommes donc proposé d'étudier la 5 hydroxytryptamine, (sérotonine) et la 5 méthoxy-N-acetyltryptamine (mélatonine), en tant que facteurs épiphysaires.

*II<sup>e</sup> Partie*

## LA SÉROTONINE EN TANT QUE FACTEUR ÉPIPHYSAIRE

a) *Etude in vivo*

Les rats ♂ et ♀ de 21 jours ont été injectés pendant 40 jours à la dose de 100  $\gamma$  tous les 2 jours.

Nous constatons:

1) Chez les ♀ un léger retard dans le développement génital par rapport aux témoins, 2 cas seulement sur 6 présentent une atrophie ovarienne marquée, par contre les poids des hypophyses des ♀ traitées sont significativement inférieurs à ceux des témoins.

2) Chez les ♂, on constate une nette infériorité des poids des testicules des animaux traités par rapport aux témoins; de plus, le calibre des tubes séminifères est inférieur chez les traités; par contre, les glandes annexes des témoins et des traités diffèrent peu.

Ces résultats nous donnent une indication: la sérotonine peut avoir une action freinatrice de l'activité hypophysaire gonadotrope, mais *in vivo* cette action est difficilement contrôlable.

b) *Action de la sérotonine, étude in vitro*

Par la méthode d'incubation habituelle, nous avons étudié et comparé:

1° L'excrétion gonadotrope antéhypophysaire en présence ou en absence de sérotonine.

2° L'excrétion gonadotrope en présence et en l'absence du tissu hypothalamique.

3° L'excrétion gonadotrope en présence du tissu hypothalamique dans un milieu contenant la sérotonine et dans un milieu dépourvu de sérotonine.

4° L'excrétion hypophysaire en présence du tissu hypothalamique et de la sérotonine et l'excrétion hypophysaire seulement dans le Krebs Ringer.



## RÉSULTATS

L'excrétion gonadotrope dosée sur les rates impubères de 21 jours se révèle:

1° Tout à fait comparable en présence et en l'absence de sérotonine, même à la dose de 700  $\gamma$  pour une hypophyse. La sérotonine n'empêche pas l'excrétion hypophysaire habituelle.

2° Le tissu hypothalamique (2 hypothalamus pour une antéhypophyse) stimule très nettement l'excrétion hypophysaire FSH et LH.

3° La présence de la sérotonine dans le milieu d'incubation, à la dose de 100  $\gamma$  pour une hypophyse, empêche la stimulation hypothalamique constatée dans le 2<sup>e</sup> cas.

4° L'excrétion hypophysaire en présence du tissu hypothalamique, mais dans un milieu contenant la sérotonine, est tout à fait comparable à l'excrétion d'une antéhypophyse incubée seule comme dans le 1° (voir tableau I).

Nos résultats *in vitro* confirment les expériences de CORBIN, lequel injecte la sérotonine directement dans le III<sup>e</sup> ventricule à la dose de 25  $\gamma$  tous les 5 jours, et provoque ainsi une diminution de l'activité hypophysaire. La même expérience faite sur les animaux à large lésion hypothalamique reste sans effet, et CORBIN conclut que l'action de la sérotonine passe par la voie hypothalamique.

De même, dans nos expériences *in vitro*, la sérotonine reste sans action sur l'hypophyse, mais empêche la stimulation hypothalamique.

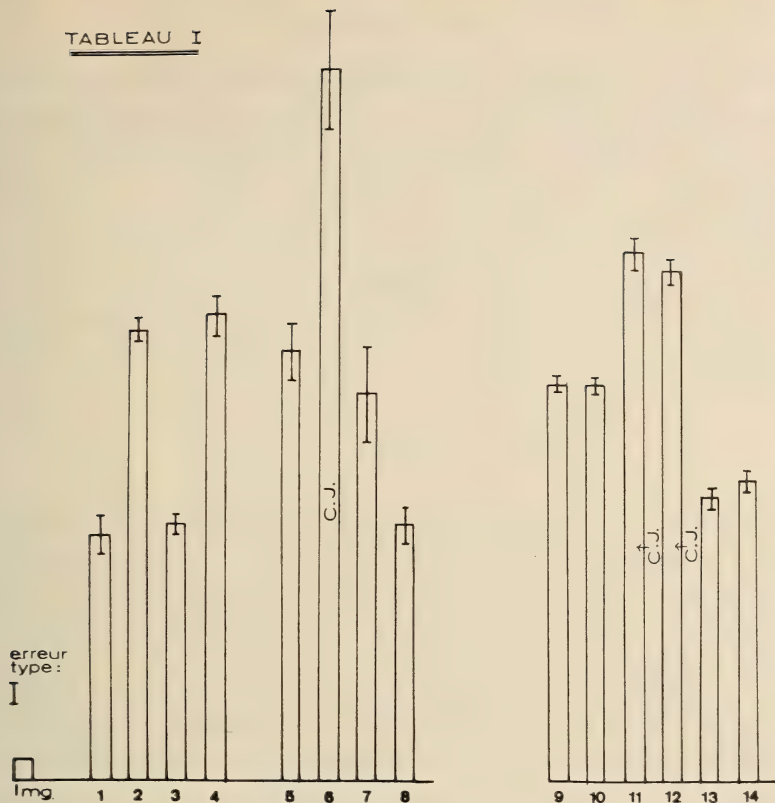
III<sup>e</sup> Partie

## LA MÉLATONINE EN TANT QUE FACTEUR ÉPIPHYSAIRE

a) *Etude in vivo*

La mélatonine (5 methoxy-N-acetyltryptamine) se trouve dans l'épiphyse de mammifère en relativement grande quantité (LERNER). WURTMAN et coll. (1962), avec des doses de 1 à 20  $\gamma$  en inject-

TABLEAU I



Représentation de la moyenne des poids des ovaires des ♀ impubères ayant reçu les liquides d'incubation suivants:

1. Le Krebs Ringer seulement. Groupe témoin (photo n° 1).
2. Des antéhypophyses incubées seules (1962-1963) (photo n° 2).
3. Des antéhypophyses incubées en présence d'une poudre d'épiphyses de mouton (1962-1963) (photo n° 1).
4. Des antéhypophyses incubées seules et des épiphyses incubées seules (1962-1963) (photo n° 2).
5. Des antéhypophyses incubées en présence de la sérotonine (1962-1963) (photo n° 2).
6. Des antéhypophyses incubées en présence des hypothalamus, deux hypothalamus pour une antéhypophyse (1962-1963) (photo n° 3).
7. Des antéhypophyses incubées en présence des hypothalamus, mais dans un milieu contenant de la sérotonine (1962-1963) (photo n° 2).
8. Des hypothalamus incubées seules (1962-63-64) (photo n° 1).
9. Des antéhypophyses incubées seules (1963-64) (photo n° 2).
10. Des antéhypophyses incubées en présence de mélatonine (1963-64) (photo n° 2).
11. Des antéhypophyses incubées en présence des hypothalamus (1963-64) (photo n° 3).
12. Des antéhypophyses incubées en présence des hypothalamus, mais dans un milieu contenant de la mélatonine.
13. Des antéhypophyses incubées en présence de la poudre d'épiphyses (1963-64) (photo n° 1).
14. Des antéhypophyses incubées en présence de la poudre d'épiphyses, mais dans un milieu contenant de la mélatonine (1963-64) (photo n° 1).

tion intrapéritonéale ou sous-cutanée, après 28 jours, provoquent des troubles dans le cycle ovarien de rates de 95 gr, se traduisant par une diminution du nombre des jours de l'œstrus (test de WURTMAN). KAPPERS (1962) avec des doses de 500  $\gamma$  n'obtient pas d'action sur les  $\varnothing$ , mais chez le rat  $\sigma$  constate une diminution de volume des vésicules séminales.

Nous avons repris ces expériences sur les rats  $\sigma$  et  $\varnothing$  Wistar de souche CF; le traitement commence à l'âge de 23 jours et continue jusqu'à l'âge de 75 jours, les doses étant de 250  $\gamma$  et 500  $\gamma$  injectées tous les 2 jours.

### RÉSULTATS

Chez les  $\sigma$ , nous ne constatons de différences ni entre le poids des testicules ni entre celui des prostates des animaux traités et des animaux témoins, toutefois dans 7 cas sur 10, les vésicules séminales du groupe traité ont un poids inférieur au plus faible poids des témoins.

Ces résultats sont comparables à ceux obtenus sur le  $\sigma$  par KAPPERS, nous ne pouvons expliquer la différence de réponse des vésicules séminales et de la prostate qu'en admettant que la diminution d'androgène circulant consécutive à la diminution de LH est accompagnée par une augmentation de la prolactine circulante, laquelle agirait en synergie avec l'androgène sur la prostate (GRAYHACK P.L. et coll.).

Chez les  $\varnothing$  traitées à la dose de 250  $\gamma$  dans 8 cas sur 11 l'atrophie génitale a lieu, dans 3 cas sur 11 seulement on a constaté l'apparition de l'œstrus avant le 75<sup>e</sup> jour. Dans le groupe traité à la dose de 500  $\gamma$ , c'est dans un seul cas sur 14 qu'on décèle la formation de corps jaunes cycliques succédant à l'œstrus.

Dans plusieurs cas, on constate que malgré l'apparition de l'ouverture vaginale, les ovaires ont subi antérieurement une atrophie très marquée. De plus, les hypophyses des  $\varnothing$  traitées par la mélatonine ont un poids nettement inférieur à celui des  $\varnothing$  témoins (tableau II).

Ainsi, les  $\varnothing$  Wistar après un traitement de 50 jours par la mélatonine H<sup>2</sup>O Callbiochem à la dose de 250  $\gamma$  et 500  $\gamma$  injectés 3 fois par semaine subissent une atrophie génitale incontestable, accompagnée d'une diminution du poids hypophysaire.

WURTMAN constate que la mélatonine tritiée se concentre de façon préférentielle dans l'ovaire une heure après l'injection, et émet l'hypothèse d'une action directe de la mélatonine sur l'ovaire.



Représentation de la moyenne des poids des ovaires des ♀ traitées par la mélatonine à la dose de 250  $\gamma$  en injection intrapéritonéale ou de 500  $\gamma$  en injection sous-cutanée. Les ♀ ont 21 jours au début du traitement et sont autopsiées à 75 jours.

1. Ovaires des ♀ témoins.
2. Ovaires des ♀ traitées par 250  $\gamma$  trois fois par semaine.
3. Ovaires des ♀ traitées par 500  $\gamma$  trois fois par semaine.

Nous avons introduit des cristaux de mélatonine dans l'ovaire droit de 10 ♀ à l'âge de 23 jours, et nous avons constaté que les 2 ovaires des ♀ opérées, prélevés 6 jours plus tard, sont tout à fait comparables à ceux des témoins. Les autopsies exécutées après la puberté



révèlent que les ovaires des ♀ traitées sont au moins aussi riches en gros follicules et corps jaunes cycliques que les ovaires des ♀ témoins du même âge.

En résumé, d'une part la mélatonine en injection sous-cutanée ou intrapéritonéale provoque une atrophie ovarienne incontestable, d'autre part, les cristaux de la mélatonine introduits dans un ovaire sont sans action.

Ceci nous a conduit à des expériences *in vitro*, afin d'examiner l'action de la mélatonine 1° sur l'antéhypophyse 2° sur l'hypothalamus.

#### b) *Etude de la mélatonine in vitro*

Par la méthode que nous avons employée précédemment, nous étudions l'action de la mélatonine 1° sur l'excrétion hypophysaire, 2° sur la stimulation hypothalamique, 3° sur l'inhibition épiphysaire.

1° Les antéhypophyses incubées en présence de mélatonine (400  $\gamma$  pour une antéhypophyse ajoutés par fraction toutes les 30 minutes) ne changent pas le taux d'hormone gonadotrope excrétée. Les rates impubères qui reçoivent le liquide d'incubation de 9 demi-antéhypophyses incubées seules ou en présence de mélatonine ont des réactions tout à fait comparables (photo n° 2).

2° Les antéhypophyses incubées en présence du tissu hypothalamique et de mélatonine excrètent une quantité d'hormones gonadotropes supérieure à celle des antéhypophyses incubées seules. La mélatonine, dans nos conditions expérimentales, n'a pas empêché la stimulation hypothalamique du type GRF, car les ♀ impubères ayant reçu le liquide d'incubation, soit d'hypophyses incubées en présence du tissu hypothalamique, soit d'hypophyses incubées en présence du tissu hypothalamique, dans le même milieu, mais dans lequel on a ajouté de la mélatonine (comme dans le 1°) ont le même type de réponse (photo n° 3).

3° Les antéhypophyses incubées en présence de a) la poudre d'épiphyse de mouton et de la mélatonine ou b) de la poudre d'épiphyse seulement, excrètent une plus faible quantité d'hormone FSH que les antéhypophyses incubées seules.

Les rates impubères ayant reçu le liquide d'incubation de a) ou de b) ont des réponses tout à fait comparables. L'addition de

la mélatonine dans le milieu d'incubation n'a donc pas changé l'action freinatrice de la poudre épiphysaire (photo n° 1). Le tableau n° 1 illustre ces résultats.

Nous pouvons donc conclure que si la mélatonine provoque une atrophie hypophysaire et génitale *in vivo*, *in vitro*, dans les conditions décrites, elle n'a d'action ni sur la stimulation hypothalamique GRF, ni sur l'excrétion hypophysaire gonadotrope. Enfin, l'action freinatrice de la poudre épiphysaire n'est pas potentialisée par la présence de la mélatonine dans le milieu d'incubation.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSION

1) Les extraits épiphysaires hydrosolubles sont capables *in vivo* de retarder la puberté, d'entraver l'action de la lumière continue et de rétablir le cycle normal chez les rates en œstrus permanent. *In vitro*, la poudre épiphysaire empêche l'excrétion antéhypophysaire FSH. Ainsi, le principe épiphysaire freinateur du développement ovarien contenu dans nos extraits, agirait directement sur l'hypophyse en s'opposant à l'excrétion FSH.

2) L'action épiphysaire anti LH semble prendre une autre voie. Nos expériences avec la sérotonine démontrent un effet inhibiteur sur les stimulines hypothalamiques GRF, et posent même le problème d'une possibilité d'une stimulation des centres hypothalamiques inhibiteurs. Par contre, nous n'avons pas pu déceler d'action directe de la sérotonine sur l'hypophyse.

3) La mélatonine est capable *in vivo* de provoquer une atrophie ovarienne marquée, et ne montre *in vitro* pas plus d'action sur l'hypophyse que sur l'hypothalamus. La grande sensibilité de la mélatonine à la lumière serait-elle la raison de ces résultats négatifs ou bien au contraire ces derniers signifient-ils qu'elle agirait *in vivo* d'une manière toute différente de la sérotonine, et du principe actif de nos extraits épiphysaires.

En conclusion, l'effet antigonadotrope de l'épiphyse est probablement dû au moins à trois facteurs: 1° principe actif de nos extraits hydrosolubles; 2° sérotonine épiphysaire; 3° mélatonine.

Avec la collaboration technique de  
M<sup>lles</sup> G. MESNIL et A. SCÉMAMA

## BIBLIOGRAPHIE

- ARIËNS KAPPERS, J. 1962. *Melatonin, a pineal compound. Preliminary investigation in its functions in the Rat.* (Abstract of Paper in the conf. of European Endocri. 1962) Gen. comp. Endocr. 2: 16 (abstr.).
- BERTLER, A., BENGT, F. and OWMAN, C. 1963. *Cellular localization of 5-hydroxytryptamine in the rat pineal gland.* Kungl. Fysio. Säll. I Lund Förh. 33: 13-16.
- CORBIN, A. L. and SCHOTTELIUS, A. 1961. *Hypothalamic neurohormonal agents and sexual maturation of immature female rats.* Amer. J. Physiol. 201: 1176-1180.
- DES GOUTTES, M. N. 1964. *Etude de quelques effets de la castration pratiquée à la naissance chez le Rat mâle.* C. R. Soc. Biol., sous presse.
- FARELL, G. 1959. Glomerulotropic Activity of an acetone Extract of Pineal Tissue. Endocrinology, 65: 289-241.
- FISKE, V. M., BRYANT, G. K. and PUTMAN, J. 1960. Effect of light in the weight of the pineal in the rat. Endocrinology, 66: 489-491.
- POUND, J. and PUTMAN, J. 1962. *Effect of light of the Pineal organ in hypophysectomized, gonadectomized, Adrenalectomized or Thiouracil-Fed Rats.* Endocrinology, 71: 130-133.
- GRAYHACK, J. T. P. L., BUNCE, J., KEARNS and SCOTT, W. W. 1955. *Influence of the pituitary and prostatic response to androgen in the Rat.* Bull. Johns Hopkins Hosp. 96: 154.
- KELLY, D. E. 1962. Pineal organs: *Photoreception secretion and development.* Am. Sc., 50: 597-625.
- 1963. *The Pineal organ of the Newt; A developmental Study.* Zeitsch. für Zellfor, 58: 693-713.
- KITAY, J. I. and ALTSCHULE, M. D. 1954. *The Pineal Gland.* Harvard Univ. Press, Cambridge Mass. 280 pp.
- MILINE, R. et NESIC, L. 1959. *Contribution à l'étude d'histo-physiologie de la Glande Pinéale.* C. R. Ass. Anat. 103: 562-565.
- MOSZKOWSKA, A. 1955. *L'antagonisme épiphyso-hypophysaire.* Rev. suisse Zool. 62: 198-213.
- 1956. *L'antagonisme épiphyso-hypophysaire. Etude in vitro par la méthode de E. Wolff.* C. R. Acad. Sci. 243: 315-317.
- 1958. *L'antagonisme épiphyso-hypophysaire. Etude in vivo et in vitro chez l'embryon de Poulet Sussex.* Ann. End. 19: 69-79.

- MOSZKOWSKA, A. 1959. *Contribution à la recherche des relations du complexe hypothalamo-hypophysaire dans la fonction gonadotrope. Méthode in vivo et in vitro.* C. R. Soc. Biol. 153: 1945-1948.
- 1961. *Cytologie de l'antéhypophyse du rat après incubation dans l'appareil de Warburg.* Pathol. Biol. 9: 671-673.
- 1963. *L'antagonisme épiphyso-hypophysaire.* Ann. End. 24: 215-226.
- 1964. *Contribution à l'étude du mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire.* In: *Structure and function of the epiphysis cerebri.* Ed. by J. Ariëns Kappers and J. P. Schade, sous presse.
- et DES GOUTTES, M. N. 1962. *L'action des extraits épiphysaires sur la réponse du tractus génital de la Ratte exposée à la lumière continue.* C. R. Soc. Biol. 156: 1750-1757.
- NEWMAN TAYLOR, A. et FARRELL, G. 1963. *Facteur glomérulotrope.* Ann. End. 24: 228-232.
- OSCHE, A. 1956. *Funktionelle Histologische Untersuchungen über die organe des Zwischenhirndaches der Chordaten.* Anat. Anz. 102: 404-419.
- OWMAN, C. 1961. *Secretory activity of the fetal pineal gland of the rat.* Acta Morph. Neerl.-Scand. 3: 367-394.
- PELLEGRINO DE IRALDI, A. and DE ROBERTIS, E. 1963. *Action of the reserpine, iproniazid and pyrogallol on nerve endings of the pineal gland.* Int. J. Neuropharmacol. 2: 231-239.
- PROP, N. and ARIËNS KAPPERS, J. 1961. *Demonstration of some compounds present in the pineal organ of the albino rat by histochemical methods and paper chromatography.* Acta anat. 45: 90-109.
- DE ROBERTIS, M. D. and PELLEGRINO DE IRALDI, A. 1961. *Plurivesicular secretory processes and nerve endings in the pineal gland of the rat.* J. of biophys. and biochem. Cyt. 10: 361-372.
- QUAY, W. B. 1957. *Cytochemistry of pineal lipids in rat and man.* J. of Histochem. and Cytochem. 5: 145-153.
- 1963. *Circadian rhythm in rat pineal serotonin and its modifications by estrous cycle and photoperiod.* Gen. and comp. Endocrinology 3: 473-479.
- and HALEVY, A. 1962. *Experimental modification of the rat pineal's content of serotonin and related indole amines.* Physiol. Zool. 35: 1-7.
- THIEBLOT, L. and LE BARS, H. *La glande pinéale ou épiphyse.* Maloine, Paris, 206 p.
- and BLAISE, S. 1963. *Influence de la glande pinéale sur les gonades.* Ann. End. 24: 270-285.
- WURTMAN, R. J., AXELROD, J. and CHU, E. W. 1963. *Melatonin, a pineal substance: effect on the rat ovary.* Science 141: 277-278.



- WURTMAN, R. J., AXELROD, J. and POTTER, L. T. 1964. *The uptake of  $H^3$ -melatonin in endocrine and nervous tissues and the effects of constant light exposure.* J. Pharmacol. exp. Ther. 143: 314-318.
- ROTH, W., ALTSCHULE, M. D. and WURTMANN, J. J. 1961. *Interactions of the pineal and exposure to continuous light on organ weights of female rats.* Acta Endocr., Copenhagen, 36: 617-624.
-

# Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite Etude au contraste de phase<sup>1</sup>

par

**M. PERRET et H. HUGGEL**

Laboratoire d'anatomie et physiologie comparées, Université de Genève

Avec 3 planches

## INTRODUCTION

L'étude du développement du tube cardiaque de l'embryon de truite, déjà entreprise par HUGGEL (1961 + 1963) a incité notre laboratoire à reprendre certaines faces de ce problème. Connaître en détail l'histologie de ce muscle en formation, et de ce cœur à cavités impaires nous a paru particulièrement intéressant. Cet organe reste, au cours de sa genèse, un matériel de choix pour une observation microscopique en contraste de phase, sur tissu vivant.

Nous avons donc suivi, *in vivo*, la morphogenèse et l'histogenèse du cœur de truite (*Salmo gairdneri irideus* et *Salmo fario*) dès l'apparition d'une ébauche rectiligne de diamètre uniforme, sur des embryons âgés de 25 somites, jusqu'à la formation d'un cœur à cavités successives séparées, au stade des jeunes alevins.

Nous évitons les artéfacts inhérents à tout traitement en banissant fixateurs et colorants. Toutefois, après dix à vingt minutes, des altérations apparaissent, dues à l'assèchement de la préparation. Les phases successives de ces changements de structure

---

<sup>1</sup> A la mémoire du professeur E. Guyénot.

Article publié avec l'appui d'un subside du Fonds national suisse.

ont été contrôlées et ont permis d'éliminer de nos observations les pseudostructures.

## TECHNIQUE

L'embryon étant dégagé, le cœur est isolé, détaché à l'aide de pinces et de scalpels fins, puis étalé entre lame et lamelle. Ces différentes opérations se passent en une solution de Ringer adaptée par HUGGEL (1959) en vue de l'étude de l'œuf de la truite. L'adjonction de sérum de truite adulte (1 goutte par ml) prolonge la durée de l'activité des cœurs.

La différenciation du cœur de l'embryon de truite comprend son développement morphologique et la création du tissu musculaire (SWARUP 1958, v. SKRAMLIK 1935).

Nous avons observé les phases de ce développement à partir du vaisseau rectiligne, dans le plan sagittal de l'embryon jusqu'au cœur de l'alevin avec sa courbure, puis sa torsion entre le ventricule et l'atrium.

La différenciation histologique peut se décomposer en trois phases. Du tissu embryonnaire, nous passons à un tissu contractile, mais de type épithélial dans lequel apparaissent peu à peu des myoblastes.

## DESCRIPTION PAR STADES

### I. De 24 à 30 somites

#### *Forme du cœur :*

C'est un simple renflement de la région branchiale qui s'étire en un tube cylindrique.

#### *Description du tissu :*

La densité du blastème rend l'analyse au contraste de phase encore malaisée. La vue tangentielle révèle des cellules ovoïdes. Le tissu central se présente moins dense et à caractère lacunaire. Les noyaux arrondis ( $13\ \mu$  sur  $1\ (11)\ \mu$ )<sup>1</sup> possèdent deux gros nucléoles et sont excentrés à l'intérieur du corps cellulaire. Le cytoplasme est bourré de granulations grossières ( $1\ \text{à}\ 4\ \mu$ ). Partout, des goutte-

---

<sup>1</sup> Les mesures micrométriques faites *in vivo* sont toutes relatives et dépendent de l'état de contraction d'une part, et de la quantité de solution contenue dans la préparation, d'autre part. Elles peuvent varier du simple au double.

lettes de vitellus forment des taches très réfringentes; c'est un tissu uniforme de type embryonnaire.

## II. De 30 à 38 somites

### *Forme du cœur :*

L'ébauche cylindrique des premiers stades s'allonge au maximum dans l'espace du sac péricardique entre l'embryon et le vitellus. Du côté veineux, sa base s'élargit en forme de cône, d'où un lumen central gagnera peu à peu la partie opposée du cœur. Au stade de 38 somites, cette cavité interne a parcouru les deux tiers du tube; de plus, le cœur se recourbe en son milieu.

Les cœurs embryonnaires se contractent dès ce moment.

### *Description du tissu :*

Avec l'entrée en fonction du cœur, les différenciations cellulaires deviennent importantes. Le blastème s'organise en deux tissus fondamentaux, soit: l'épimyocarde et l'endothélium délimitant le lumen cardiaque en formation.

Ce dernier tissu est si ténu que des observations *in vivo* et *in situ* nous renseignent fort peu; seuls des fragments tissulaires obtenus par écrasement nous indiquent sa présence. Dès 31 somites, le tissu épithélial superficiel a pris sa forme quasi définitive. Les cellules en sont régulièrement ordonnées, étroitement juxtaposées, et ont dans leurs dimensions extrêmes, 35  $\mu$  sur 25  $\mu$ ; les noyaux restent sphériques. Nous sommes en présence d'un épithélium de type pavimenteux. Plus profondément, les cellules s'étirent; leurs noyaux sont alors excentrés et occupent le tiers de la base triangulaire et bombée, alors que le sommet s'allonge en un long prolongement. Dans ce cytoplasme abondent des granules, soit accolées deux par deux, soit, et surtout dans les stades plus âgés, isolées, mais ayant doublé leurs dimensions, jusqu'à 2  $\mu$  à 38 somites. Des recherches sont en cours pour en déterminer leur caractère: s'agit-il de mitochondries en voie de différenciation ?

## III. De 40 à 54 somites

### *Forme du cœur :*

La courbure du cœur s'accroît et forme un angle de 60° qui le partage en deux régions. Puis ce processus s'étend dans un



espace à trois dimensions, et le cœur subit une torsion qui lui confère une forme en S. Ce mouvement continue jusqu'à des stades ultérieurs (58 somites). La future cavité ventriculaire présente déjà un épaissement considérable de ses parois.

*Description du tissu cardiaque :*

L'épithélium superficiel reste le siège d'une activité intense, de nombreuses mitoses en sont la preuve. Des cellules ovoïdes rompent l'uniformité des cellules pavimenteuses de cette couche. Elles revêtent une importance particulière, car elles envoient des prolongements cytoplasmiques vers la couche intermédiaire plus profonde.

*In vivo*, nous constatons que ces prolongements exercent une tension sur le corps cellulaire en le tirant en profondeur; il en résulte ainsi une surface épithéliale discontinue avec des fosses.

Ces cellules ovoïdes sont plus grandes que celles qui les entourent et contiennent des vacuoles péri-nucléaires typiques. L'épithélium pavimenteux, au contraire, n'en contient guère. La couche intermédiaire est de plus en plus composée de ces cellules à longs prolongements, et dès lors, nous pouvons parler de myoblastes. Aux larges plages cytoplasmiques des stades précédents ont succédé des allongements fibreux de 40  $\mu$  et plus, formant de longues cellules de 80  $\mu$  environ.

#### IV. 55 somites et œufs embryonnés

Les œufs sont dits embryonnés lorsque l'alevin est bien visible et que ses yeux sont pigmentés (70 myotomes environ).

*Forme du cœur :*

La torsion du cœur se poursuit et il se divise en deux cavités délimitées par des rétrécissements. Chacune de ces régions a son propre développement musculaire. Entre 65 et 70 myotomes, il atteint sa morphologie définitive de cœur impair.

*Description du tissu :*

Là aussi, il y a recrudescence de mitoses dans les couches profondes.

La quantité de myoblastes à prolongements cytoplasmiques devient plus élevée que celle des cellules épithéliales. Ces cellules

se groupent dans un réticule lâche qui enserre des vides: cette image est la préfiguration des travées et de leurs trames spongieuses. La longueur de ces éléments allongés dépasse 60  $\mu$ . L'aspect des inclusions cytoplasmiques change. Des granulations se disposent en collier dans l'axe des prolongements protoplasmiques les plus étroits.

Ces éléments granulaires sont séparés les uns des autres par des éléments clairs. Leur arrangement à l'emplacement futur de la striation transversale fait apparaître un état de préstriation. Les membranes cellulaires entre les travées juxtaposées sont souvent bien visibles.

A 60 somites, nous trouvons de véritables fibres musculaires, striées; très rares et fort éparses au début, leur nombre s'accroît avec l'ontogenèse.

Des éléments fibrillaires à stries transversales sont dispersées dans le myoblaste. Ces fibrilles sont très étroites et contiennent un nombre limité de disques. Une même cellule peut en contenir plusieurs, disséminées dans le cytoplasme. Le contraste de phase ne nous permet pas de déceler des liaisons éventuelles entre elles. Les deux disques montrent l'image de bandes A et I, mais la preuve de leur anisotropie n'est pas faite. A ce stade de formation des stries, le noyau reste central. La couche épithéliale est distendue par l'épaisseur de la musculature, elle apparaît donc très mince et garde sa forme cellulaire polygonale (30  $\mu$  sur 20  $\mu$  dans leurs dimensions extrêmes), avec des membranes bien distinctes. Particulièrement autour du noyau de longues chaînes, de très fines granulations sont serrées les unes contre les autres; leurs diamètres sont à la limite de la visibilité du microscope optique.

#### V. *Temps de l'éclosion — Alevin*

##### *Forme du cœur :*

Les différentes cavités du cœur sont telles qu'elles subsisteront au cours de la vie adulte. Nous dénombrons d'arrière en avant, le sinus veineux, l'atrium, le ventricule et le bulbe artériel.

Le sinus est une poche allongée à parois minces, peu musculaire. Les fibres qui le composent courent parallèlement au grand axe de cette cavité. L'atrium qui fait suite est fortement extensible. Cet organe est soutenu par des fibres musculaires en corbeille entre

les mailles desquelles s'intercalent tous les autres éléments tissulaires tels que muscles pectinés selon GRASSÉ. Quant au ventricule, sa paroi musculaire est épaisse.

*Description du tissu :*

Le développement musculaire et la différenciation tissulaire atteignent peu à peu leur point culminant. Cette fois, ce sont de véritables fibres striées, de largeur variable (parfois plus de 20  $\mu$ ). Chaque fibre est formée de 2 à plus de 12 myofibrilles qui se ramifient entre elles. Il est pratiquement impossible d'en déterminer la longueur puisqu'elles se continuent à travers les membranes cellulaires. Les bandes A et I se succèdent régulièrement et leurs mesures varient avec l'état de contraction, dû d'ailleurs surtout à la bande A. C'est l'image classique d'une fibre striée avec disques Z et disques intercalaires qui traversent plusieurs fibrilles sans être interrompus par la structure fibrillaire (HUXLEY et HANSON 1955 et 1960; WALLS 1960).

Parfois aussi, nous observons une striation longitudinale grossière (HARARI 1963). Malheureusement cette image, assez rare, n'est apparente que dans des conditions spéciales encore mal définies. Les noyaux en paquets de deux à trois sont maintenant repoussés à la périphérie de la fibre. Telle est la structure finale du protoplasme contractile. A ces stades, nous pouvons différencier nettement entre ce protoplasme contractile (myofibrille) et le sarcoplasme. Ce dernier est rare; il entoure surtout les noyaux, se remarque à la périphérie des fibres, il est de consistance grenue.

## DISCUSSION ET RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

Le cœur embryonnaire de la truite est animé de contractions automatiques pendant une longue phase de son développement, sans que le microscope au contraste de phase ne révèle des éléments striés fibrillaires. Les inclusions cytoplasmiques changent de forme et de structure pendant cette première phase. Dès 60 somites, des éléments fibrillaires striés apparaissent à l'intérieur de quelques myoblastes. Cette image de poussée fibrillaire, précédée d'une phase d'intense activité mitotique rappelle beaucoup la régénération musculaire décrite par SPEIDEL (1939). Cette striation repré-

sente nettement un stade préliminaire *sans bandes Z ou H*, les disques clairs et sombres étant mal délimités. Ces myoblastes semblent se différencier à partir d'un tissu homogène de type épithélial. Cet épithélium livre des myoblastes qui se prolongent en profondeur et provoquent par leurs contractions individuelles un mouvement de l'épithélium et de l'endothélium. L'origine des contractions n'est donc pas due à l'un ou à l'autre de ces épithéliums.

Pendant cette différenciation du myoblaste en cellule musculaire fibrillaire, des granulations sont disposées en collier le long des prolongements cytoplasmiques, futur porteur de fibrilles. Parfois cette disposition fait songer à une préstriation. Ces granulations sont en grande partie constituées de mitochondries. Dès lors, les myofibrilles définitives se forment et leur nombre s'accroît avec l'âge de l'embryon. La formation des myofibrilles adultes ne semble plus parcourir le stade embryonnaire primaire de préstriation intracellulaire. Les myofibrilles se forment de cellule en cellule et créent de ce fait immédiatement un tissu homogène. Ce mode de croissance s'approche beaucoup de celui constaté en culture de tissu ou dans la régénération musculaire. Une autre explication de cette différenciation primaire a dû être abandonnée; elle se basait sur quelques rares images où nous observions des fibrilles (conjonctif futur ?) transversales.

La différenciation tissulaire comprend encore le déplacement des noyaux, la distribution du cytoplasme, le diamètre des fibres, leur composition et la transformation des mitochondries embryonnaires en sarcosomes.

## RÉSUMÉ

Le cœur embryonnaire des téléostéens se différencie à partir d'un blastème uniforme. Les myoblastes contractiles ne montrent au contraste de phase aucune structure fibrillaire jusqu'au stade de 60 somites. Les premières myofibrilles apparaissent courtes, dispersées, rares et intracellulaires sans contact entre les cellules. La formation des myofibrilles est accompagnée d'un changement morphologique des inclusions intracellulaires. Le tissu définitif de l'atrium est constitué de longues fibres du type « muscle pectiné », et le ventricule contient encore longtemps des plages en état de différenciation du type embryonnaire.



## ZUSAMMENFASSUNG

Das embryonale Herz der Teleostier (*Salmo gairdneri irideus*) differenziert sich aus einem uniformen Blastem. Bis zum Stadium 60 Somiten zeigt sich keine fibrilläre Struktur in den kontraktile lebenden Myoblasten mittels Phasen kontrast-Beobachtung. Die ersten myofibrillären Strukturen sind intrazellulär, kurz, im Cytoplasma zerstreut und ohne Kontakt mit den Nachbarzellen. Die Synthese der definitiven Myofibrillen ist von fundamentalen Veränderungen der Zellpartikel begleitet. Das Atrium wird von langen Fasern gebildet, die in fingerförmiger Anordnung angelegt sind (« muscle pectiné ») und der Ventrikel enthält noch lange Zeit Orte embryonaler Differenzierung (« plages embryonnaires »).

## SUMMARY

The differentiation of the embryonic heart tube begins with a uniform epithelium. The contractile myoblasts do not show any fibrillar structure *in vivo*. During the stage of 60 somites the first myofibrils appear; they are intracellular, short and disseminated and without any contact with the neighbouring cells. The formation of myofibrils is accompanied by a change in the intracellular inclusions. The adult tissue of the atrium is composed of long fibres, « pectinate muscle ». During a long post-embryonic period, the ventricle contains some small areas of embryonic fibers between a differentiated adult muscle tissue.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOURNE, G. H. 1960. *Structure and function of muscle*. Academic Press N. Y.
- GRASSE, P. *Traité de Zoologie*, t. XII, fasc. 2.
- HANSON, J., HUXLEY, H. E. 1955. *The structural basis of contraction in striated muscle*. Symposia Soc. exp. biol. IX: 229-265.
- HARARY, I., FARLEY, B. 1963. *In vitro studies on single beating Rat heart cells*. Exp. cell. Res. 29: 451-465, 466-470.
- HIBBS, R. G. 1956. *Electron Microscopy of developing cardiac muscle in chick embryos*. Amer. J. Anat., 99.

- HUGGEL, H. 1952. *Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschlauchs bei der Forelle*. Rev. suisse Zool. 59: 242-247.
- 1959. *Experimentelle Untersuchungen über die Automatie, Temperaturabhängigkeit und Arbeit des embryonalen Fischherzens unter besonderer Berücksichtigung der Salmoniden und Scyliorhiniden*. Z. vgl. Physiol. 42: 63-102.
- 1961. *Zur Morphologie der Herzbildung bei den Salmoniden und Scyliorhiniden*. Rev. suisse Zool. 68: 111-119.
- 1963. *Quelques aspects de l'anatomie et physiologie du cœur*. Bas-tions, n° 10, Genève.
- HUXLEY, H. E., HANSON, J. 1960. Voir Bourne 1960.
- PATTEN, B. M., CRAMER, T. C. 1933. *The initiation of contraction in the embryonic chick heart*. Amer. J. Anat. 53: 349.
- VON SKRAMLIK, E. 1935. *Ueber den Kreislauf bei den Fischen*. Ergeb. Biol. XI: 1-130.
- SPEIDEL, C. C. 1939. *Studies of living muscles: II. Histological changes in single fibres of striated muscle during contraction and clotting*. Amer. J. Anat. 65: 471-530.
- SWARUP, H. 1958. *Stages in the Development of the Stickleback Gasterosteus aculeatus (L.)*. J. Embryol. exp. Morph. 6: part 3, 373-383.
- WALLS, E. W. 1960. Voir Bourne, 1960.
-

## PLANCHE I

- 1: Ebauche d'un tube cardiaque à 24 somites. Tissu uniforme de type embryonnaire.
- 2: Myoblaste à prolongements cytoplasmiques à 45 somites.
- 3: Myofibrilles courtes, intracellulaires avec quelques stries transversales (œuf embryonné). Disques sombre et clair peu délimités.
- 4: Myofibrilles continues en voie de formation. Striation transversale complète et nette (œuf embryonné).
- 5: Myoblaste riche en granulations intracellulaires et périnucléaires, quelques myofibrilles éparses en formation. Noyau encore central (œuf embryonné).
- 6: Ebauche du réticulum, myofibrilles continues.

## PLANCHE II

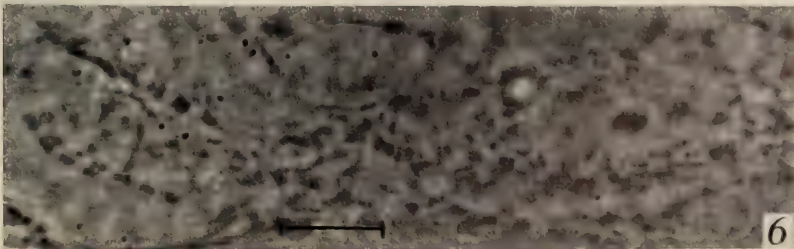
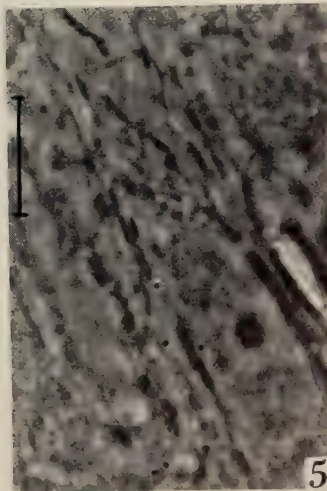
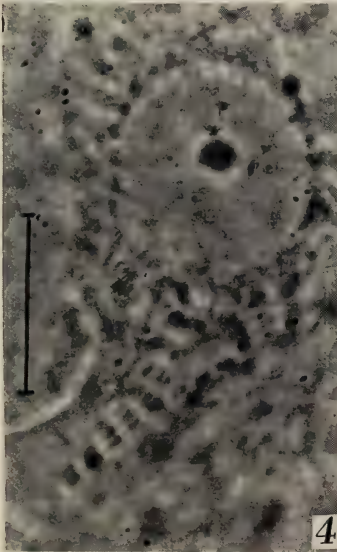
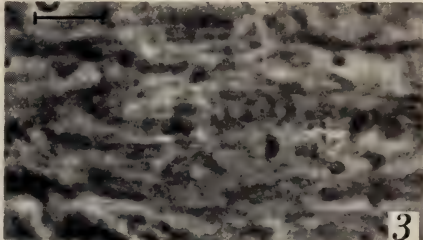
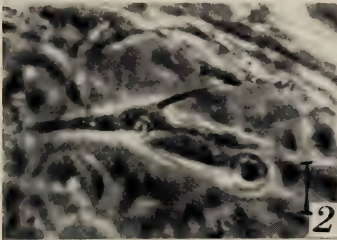
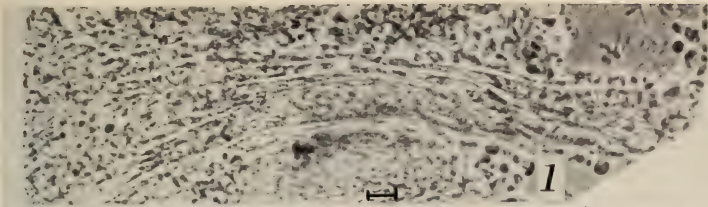
- 7: Oreillette à l'éclosion. Disques intercalaires formés et traversant les myofibrilles au niveau de la bande Z.
- 8: Vue générale de l'oreillette à l'éclosion montrant l'épithélium extérieur et l'arrangement des fibres en corbeille.
- 9: Fibre musculaire définitive avec noyaux périphériques. Sarcoplasme périnucléaire et le sarcolemme.
- 10: Tissu ventriculaire dense mais encore transparent. Grande richesse en fibres.
- 11: Oreillette différenciée définitivement, structure en travée avec lacunes sanguines.

## PLANCHE III

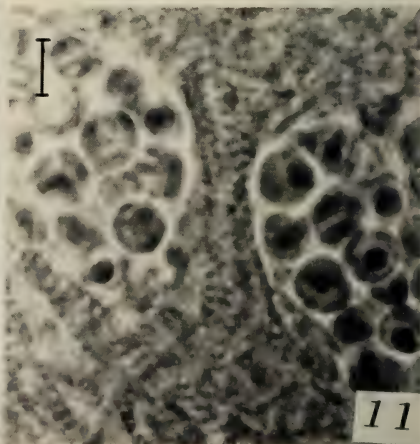
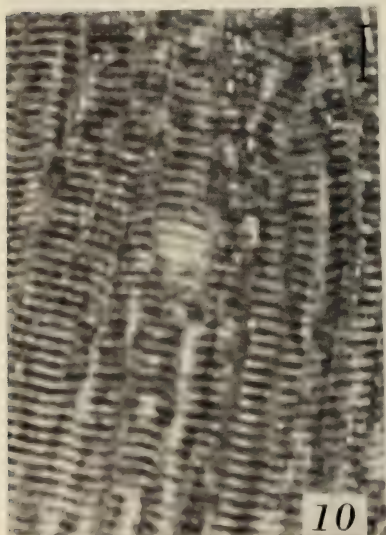
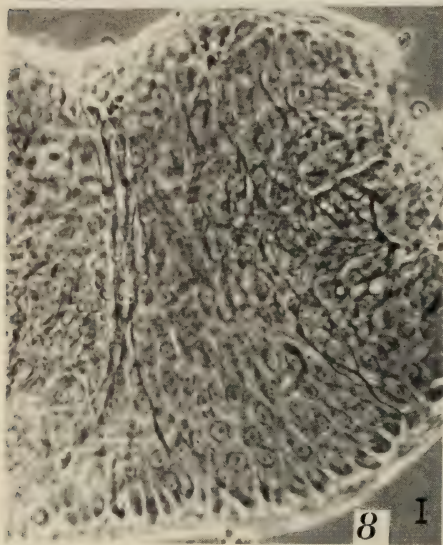
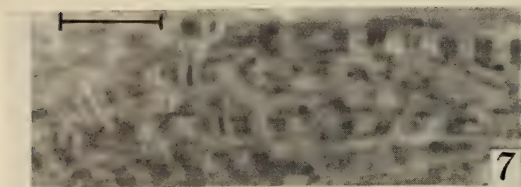
- 12 et 13: L'épithélium superficiel d'un jeune stade (45 somites) et d'un stade embryonné montrant la différenciation du type pavimenteux.

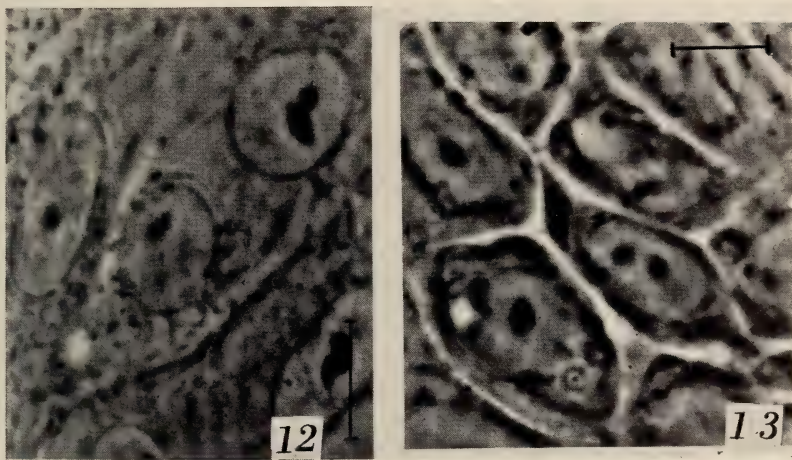
Longueur de l'échelle: 10  $\mu$ .

---











# Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley)<sup>1</sup>

par

**K. PONSE**

Laboratoire d'endocrinologie de l'Université de Genève

Avec 27 figures en 8 planches

Chez la Femme, on connaît bien le syndrome adrénogénital virilisant, par évolution tumorale de la surrénale, ou par hyperplasie diffuse bilatérale de son cortex. Chez les animaux, cette pathologie spontanée n'a été observée que très rarement.

La rareté de l'évolution tumorale a été soulignée dans une série de revues, et, en 1930, CURTIS parle de 3 cas sur 31 868 Rats. En 1950, MOON, SIMPSON, LI, EVANS ont observé la formation d'adénomes nodulaires bénins dans le cortex, et de tumeurs médullaires envahissantes chez 10 sur 15 Rats Long Evans âgés, traités longuement par des injections d'hormones de croissance, donc non spontanées.

On connaît d'autre part l'évolution tumorale d'animaux castrés: à long terme ces castrats développent des adénomes ou des carcinomes virilisants ou féminisants: Souris, Hamsters, Rats, Cobayes (voir FURTH et coll; KEYES; HOUSSAY et coll; SPIEGEL). Nous avons nous-mêmes, avec le groupe du laboratoire d'Endocrinologie, observé 5 cas chez des Cobayes castrés à l'âge adulte et virilisés au cours de la 3<sup>e</sup> année après la castration (sous presse). En somme, dans tous les cas, la castration a réveillé

---

<sup>1</sup> En hommage à la mémoire de mon Maître Emile Guyénot, un grand Biologiste et un grand Professeur.



la fonction sexuelle de la cortico-surrénale. Ces tumeurs de castrats peuvent être de nature bénigne ou évoluer en carcinomes métastasiants et transplantables.

IGLESIAS et ses collaborateurs (1957-1961) sont les seuls qui aient observé 2 carcinomes spontanés chez le Rat.

1) En 1957-1958, chez une femelle de 550 jours, de la lignée A×C de Segaloff, ils découvrirent une tumeur, unilatérale gauche, mesurant  $20 \times 16 \times 15$  mm. Son origine paraissait être la zone fasciculée du cortex surrénalien. Il existait des métastases dans le foie et la rate et la tumeur était transplantable. Les néoplasmes secondaires étaient de même nature que la tumeur d'origine et formaient des métastases dans le foie, les poumons, la rate; jamais dans les reins. A noter l'atrophie de la surrénale droite et la survie de rats surrénalectomisés porteurs de greffes tumorales. Contrairement à cette fonction cortigène, cette tumeur ne paraissait exercer ni action virilisante, ni féminisante sur les castrats inoculés: il ne s'agissait donc pas d'un syndrome adrénogénital virilisant classique.

2) En 1961, IGLESIAS signale un second cas chez une femelle vierge de 623 jours: la tumeur, localisée cette fois à droite, mesurait  $18 \times 14 \times 13$  mm et son origine exacte à partir d'une zone caractérisée du cortex était difficile à définir. La surrénale gauche était réduite de moitié. Les transplants reprirent sous la peau ou dans le péritoine et les métastases envahissaient le foie, les poumons, les reins, les ovaires et les surrénales de l'hôte (74%). Les tumeurs secondaires se sont montrées transplantables dans 100% des cas. A nouveau leur fonctionnement était purement cortigène, ni virilisant, ni féminisant.

Ces deux cas, sans syndrome sexuel, s'opposent à un troisième que je me propose de décrire.

### OBSERVATION PERSONNELLE

Il s'agit d'un carcinome cortical qui a virilisé une Rate. Cet animal, de la souche Long-Evans, âgé de trois ans, de poids normal et ne présentant aucun symptôme morbide était destiné à des exercices d'ovariectomie. Comme l'ovaire gauche était introuvable,

j'intervins personnellement et découvris une énorme tumeur de  $4 \times 2,5 \times 3$  cm, refoulant tous les organes environnants. L'animal étant mort, l'autopsie révéla qu'il s'agissait de la surrénale gauche tumorale, pesant 20,6 gr tandis que la glande droite, très atrophiée, ne représentait que la moitié du poids d'une surrénale normale. La moitié de celle-ci, fixée au formol et colorée au soudan, ne révéla que de rares spongiocytes, petits et localisés, et une architecture confuse où une glomérulée, très atypique, se juxtaposait à une réticulée déficiente; la médulla, à limites peu précises, paraissait normale. Sur la planche I fig. 2, 3 et 4, on peut juger de l'énorme différence de taille des deux surrénales et de la structure atrophique de la glande droite. Ceci correspond aux données d'IGLESIAS, ainsi qu'à l'atrophie « compensatrice » caractéristique de surrénales humaines en présence de tumeurs unilatérales.

L'animal était bien une femelle, mais possédait un clitoris péniforme mesurant plus de  $\frac{3}{4}$  de cm, avec priapisme spontané, surmontant l'orifice vaginal. La distance ano-génitale courte, était typiquement féminine. Le pénisoïde possédait toutes les caractéristiques d'un clitoris virilisé: carène médiane forte, épines latérales, crochets ventraux, odontoïdes nombreux sur le gland dévaginé: c'est le degré extrême de masculinisation que l'on obtient sous l'action d'injections de testostérone ou de gonadotropines gravidiques (voir PONSE 1953, 1954 et 1958). Le psychisme de cet animal n'a malheureusement pas été observé. Il n'y avait pas de prostate ventrale femelle, présente dans 33% des Rats ♀ Long Evans et pour le développement de laquelle il faut des conditions génétiques spéciales.

Par ailleurs il s'agissait bien d'une femelle comme le démontrait la présence d'un tractus génital de ce type ainsi que d'un ovaire droit.

Les préputiales, petites, étaient de forme femelle, trapue; les mamelons et glandes mammaires présentes, mais peu développées, chez cette femelle vierge. Les glandes salivaires à prépondérance mucipare dans les sous-maxillaires, avec des tubes séreux peu développés. Préputiales et glandes salivaires dépendent d'ailleurs pour leur conditionnement, surtout des surrénales. Il s'agissait donc bien d'une femelle virilisée après la naissance uniquement au niveau de son clitoris. (Pl. IV, fig. 15).

## OVAIRES

La disparition de la glande gauche paraît avoir été traumatique, due à l'énorme développement de la tumeur.

L'ovaire droit unique, ne présente pas de traces de corps jaunes, ni actuels, ni anciens, ni de formations lutéales aberrantes (méroxanthosomes, kystes lutéiniques). Par contre, 7 gros follicules à granulosa plissée (Pl. II, fig. 5 et 6) mais sans thèque interne glandulaire bien nette, caractérisaient la phase d'un prooestre, confirmé sur frottis vaginaux. Les cellules dérivant des atrésies folliculaires, ainsi que le tissu théco-interstitiel sont d'un type involué, à noyaux denses, pourvus de blocs chromatiques (comparables à des « wheel-cells » d'hypophysectomisé) et la juxtaposition des noyaux par réduction cytoplasmique, avait élevé l'index nucléaire moyen (selon GUYÉNOT, 1945) à 43 au lieu de 31 chez les Rats femelles normales. Il semble que le facteur gonadotrope LH ait fait défaut puisque cet état caractérise les hypophysectomisés et que cette femelle a été incapable d'ovuler, ni de former des corps jaunes.

Il faut signaler que dans quelques follicules en atrésie, lorsque les cellules de la granulosa, devenues pycnotiques, desquament dans la cavité, on trouve, çà et là, quelques grosses cellules éosinophiles arrondies (jaune citron après coloration au Mallory). Ces cellules desquament par petits paquets, grossissent et finissent par occuper la fente résiduelle centrale, bordée d'un endothélium mince et par une épaisse thèque interne à petites cellules ratatinées, sombres. Puis, après dislocation de ces nodules d'atrésie, des files de cellules claires, volumineuses, se répandent dans le stroma ovarien jusque dans le hile et le ligament large (Pl. III, fig. 9, 10 et 11).

Ces éléments représentent-ils a) des mastocytes b) des cellules lutéales isolées ou, c) des cellules tumorales surrénaliennes ayant métastasié dans l'ovaire? Leur origine folliculaire paraît contredire cette dernière hypothèse. La nature lutéale me paraît problématique (réactions soudanophile, plasmale et de Schultze négatives). Elles ont aussi été signalées par d'autres auteurs en cas de tumeurs.

A côté de ces grosses cellules spéciales, l'ovaire présente une quantité élevée de pseudo-cordons séminifères de type



sertolinien, que l'on trouve du reste fréquemment dans les ovaires de Rates âgées, particulièrement chez les femelles de la race Long Evans. Ces cordons clairs (Pl.III, fig. 9 et Pl.II, fig. 5, 6, 8) ovoïdes ou ronds, parfois méandriques, sont bien délimités par une basale et remplis par un syncytium lâche, à noyaux périphériques petits. Dans de rares cas, quelques noyaux particulièrement gros, simulent des gonocytes mais représentent des éléments en prophase cinétique; il y a, en effet, prolifération de ces éléments. A signaler le bourgeonnement de l'épithélium germinatif périphérique qui donne naissance à de petits boyaux de cellules à cytoplasme clair et noyaux tous semblables, origine probable de ces « cordons séminifères » (homologues de follicules anovulaires?). Il y a cependant une réserve peu fournie de follicules primaires et secondaires et l'albuginée ovarienne n'est pas épaissie. Le rete est normal, l'époophore assez volumineux, sans que l'on puisse parler d'une ébauche virilisée, homologue d'un épидидyme. Les canalicules sertoliniens se rencontrent partout, aussi du côté du rete et même dans le ligament extraovarien. (Pl. II, fig. 6, 7, 8).

En résumé, l'ovaire gauche unique frappe par son absence d'ovulation, de corps jaune, ainsi que par la présence de cellules pseudo-lutéales éparpillées et de canalicules de type sertolinien. Cet état, ainsi que l'atrophie du tissu théco-interstitiel paraît témoigner d'une déficience en hormone gonadotrope LH et, si cette femelle s'est virilisée, ce n'est certes pas sous l'action d'une sécrétion androgène exagérée par des cellules thécales ovariennes hyperstimulées: il ne s'agit pas d'un virilisme « ovarien ».

## RÉPERCUSSION SUR LE TRACTUS GÉNITAL

Trompes et oviductes sont normaux. Par contre, les cornes utérines (bien que de fort calibre = 6 mm de diamètre) sont fortement sclérosées, avec une atrophie quasi totale des glandes et de la formation de poches kystiques à parois endothéliiforme. Sous la surface épithéliale, et parfois en bordure du cavum utérin, on rencontre de grosses cellules réduites à une volumineuse vacuole à contenu soudanophile lipidique, non mucipares (mucicarmin négatives). Toutefois l'une des poches kystiques laisse échapper un volumineux nuage rose, représentant vraisemblablement du mucus. Il



s'agit donc de cornes utérines fibrosées à glandes atrophiées, qu'on a signalées après oestrinisation prolongée. J'ai rencontré un tel état chez toute une série de vieilles femelles de la souche Long Evans avec dégénérescence pigmentaire finale et à ovaires « sertoliniens ». On sait que des tumeurs sertoliniennes sont fréquemment féminisantes chez les chiens mâles. Notre cas représente du reste un état de phase folliculaire sans phase lutéinique. Je pense que l'action chronique prolongée, d'un taux même faible, d'oestrogènes peut expliquer cette fibrose et que des androgènes surrénaliens (tumeur) ont pu contribuer à la formation des poches kystiques, fréquentes après testostéronisation.

**Vagin.** Son épithélium est en stratification incomplète, n'aboutissant pas à la kératinisation. Il y a, de plus, mucification exagérée des cryptes entre les villosités. A noter une infiltration localisée par des leucocytes qui forment aussi une bouillie centrale. Ces éléments font défaut dans les cornes utérines.

Les glandes mammaires sont celles d'une femelle vierge âgée sans alvéolisation et sans indice d'action lutéale. Préputiales, glandes salivaires sont plutôt atrophiques, mais de type femelle, ce qui correspond à la fois au sexe de ce Rat et à la perturbation des thyroïdes et des surrénales.

**Thyroïdes.** Elles sont petites, avec des acini très petits et un tissu interstitiel de Wölfler formant, au centre, deux plages bourgeonnantes. Les cellules des follicules sont farcies de globules de toute taille et paraissent en activité anormale. Les thyroïdes paraissent refléter le désordre surrénalien.

Les parathyroïdes sont normales, ainsi que le pancréas.

La rate, de taille moyenne, ne présente pas de follicules malpighiens caractéristiques et peu nombreux : le stroma se compose essentiellement de tissu lymphoïde étroitement intriqué avec des capillaires gorgés de sang et de tissu réticulé parsemé d'un nombre inusité de mégakaryocytes polynucléés, pycnotiques ou non (Pl. IV, fig. 14).

**La Tumeur.** J'ai d'abord hésité à considérer comme surrénale l'énorme tumeur bourgeonnante, pesant plus de 20 gr, refoulant la rate, le rein, et ayant probablement fait disparaître l'ovaire gauche. D'aspect et de consistance variable, elle était farcie de lacs sanguins. J'avais même fixé un « corps X », petit, à peine rattaché par un pédoncule à la paroi dorso-péritonéale, comme surrénale :

il s'agissait toutefois d'une métastase, formée de boyaux cellulaires en pleine prolifération et dont la nature était identique à celle des autres métastases trouvées dans le poumon et le foie.

La tumeur elle-même est un adénocarcinome cortical où la médullosurrénale est quasi introuvable. Des infarctus multiples parsement de lacs sanguins petits et grands, le tissu végétant à zones centrales complètement nécrotiques et dégénérées, roses, hyalines, remplies de débris nucléaires. Des zones de fibrose, infiltrées de cellules pigmentées à contenu brun jaunâtre et à réaction soudanophile entourent ces nécroses. Même dans les parties en prolifération, d'énormes vaisseaux sanguins dilatés séparent les boyaux cellulaires mais on n'y trouve guère de cellules desquamées.

La nature des cellules tumorales est diverse:

*a)* La majorité est formée de cellules de taille moyenne (pl. V, fig. 16), éosinophiles, plutôt pâles, groupées en boyaux anastomosés et bourgeonnants, à membrane limitante nette, ou d'ampoules irrégulières, creusées de cavités non sanguines, où les cellules se détachent en s'arrondissant; les cinèses s'observent en nombre modéré; quelques cellules plus foncées, plus grosses, effilées à un pôle, paraissent en migration. Il y a de rares spongiocytes régulièrement ou irrégulièrement creusés de vacuoles à contenu lipidique. Les pycnoses sont peu nombreuses, les cellules binucléées fréquentes, les noyaux géants rares (pl. VIII, fig. 26).

*b)* D'autres zones sont formées de plages de petites cellules polymorphes présentant de nombreuses cinèses, engendrant des boyaux bourgeonnants. La taille de ces cellules est trois fois plus petite que celle de la catégorie précédente. Parfois un capillaire dilaté est bordé d'un côté par les grosses cellules de type a, et de l'autre, par celles petites de type b (pl. VIII, fig. 27 et pl. V, fig. 18).

*c)* Localement, on rencontre des plages de très grosses cellules, très pâles, à noyau excentrique et petit, et à cytoplasme creusé d'énormes vacuoles à contenu hyalin, rose très pâle, non lipidique: dégénérescence « amyloïde »? (pl. V, fig. 17).

*d)* Enfin quelques taches sombres sont formées de minuscules cellules à noyaux très chromatiques, s'infiltrant au centre de certains boyaux et des ampoules: lymphocytes?

En résumé, cette tumeur très nécrosée au centre, paraît formée principalement de deux catégories cellulaires: petites ou grandes, disposées en boyaux invasifs ou en ampoules à centre en desquamation, ou rarement en réseau. Les deux autres catégories c et d sont des foyers, rares et localisés, d'éléments en dégénérescence. Il semble y avoir une tendance assez nette de ségrégation de ces deux catégories cellulaires mais nulle part on ne trouve l'architecture classique rappelant la glomérulée, la fasciculée, la réticulée du cortex surrénalien. On pourrait à la rigueur, supposer une origine glomérulaire pour les petites cellules, et une filiation fasciculo-réticulée pour les plus grosses cellules. Rien ne permet d'identifier des éléments de la médullo-surrénale (la seconde micro-surrénale possède une médulla normale). Les cinèses sont plus fréquentes dans les petites cellules, le polymorphisme nucléaire et cytoplasmique dans les gros éléments.

Métastases. Outre le corps X, quasi libre, à peine pédonculé, et de petite taille, formé de boyaux de cellules du type b, qui semblent se déverser dans le péritoine, il y avait un foie rempli de grosses métastases et un poumon farci de petites métastases.

#### I. MÉTASTASES PULMONAIRES (pl. VI, fig. 19, 20, 21).

Elles sont arrondies, bien délimitées en général par rapport aux alvéoles bronchiques, de taille assez petite:  $5 \times 4$  mm. Mais il y a de petits foyers satellites se glissant parmi les alvéoles. Le polymorphisme cellulaire est très faible, le cytoplasme plutôt pâle; peu de sang et presque pas de dégénérescences, ni de cavités ampullaires. Les cellules sont de type b, petites. Des fentes allongées sont creusées dans ces nodules. Par plages, on retrouve des cellules vacuolisées rappelant des spongiocytes. Cinèses et cellules géantes sont rares. La vascularisation est modérée. Des points d'invasion déversent des cellules tumorales dans certaines alvéoles bronchiques (pl. VI, fig. 21). Un des lobes pulmonaires est pratiquement remplacé par des boyaux métastatiques (fig. 19).

#### II. MÉTASTASES HÉPATIQUES. Elles sont nombreuses et de taille variable.

a) L'une d'elles mesure  $1 \text{ cm} \times 8 \text{ mm}$  et est flanquée de deux pôles anguleux de tissu hépatique reconnaissable, alors que ses



surfaces dorsale et ventrale ne sont recouvertes que par une mince lamelle fibreuse distendue (pl. VII, fig. 22). Ces foyers hépatiques présentent un polymorphisme beaucoup plus accentué que celui des métastases pulmonaires. Dans l'ensemble, les cellules sont plus colorables, avec parfois, des ribosomes basophiles dans les zones adjacentes aux cellules hépatiques reconnaissables: bien souvent la limite entre les deux tissus est incertaine; des pointes de cellules hépatiques pénètrent dans la métastase dont l'ensemble refoule cependant énergiquement le tissu du foie (pl. VII, fig. 23 et 25). Il y a des cellules géantes (pl. VIII, fig. 26) parfois binucléées ou bien à énorme noyau polymorphe. On y observe de nombreuses cinèses, dont une tripolaire. Il se forme deux sortes de « kystes »: *a*) desquamation centrale de boyaux renflés en ampoules; *b*) kystes plus gros, remplis d'une sécrétion fluide, colorable, dans laquelle baignent quelques cellules encore rattachées à la paroi; *c*) il y a de plus de rares kystes à contenu lamelleux (« colloïdes ») (pl. VII, fig. 23 et 24).

Sur coupes à la congélation, il y a pas mal de lipides soudanophiles, soit dans les cellules en dégénérescence, soit dans les phagocytes, soit même dans des cellules paraissant être des spongiocytes peu développés.

*b*) Métastase complexe de très grande taille, occupant tout un lobe du foie (2,5 cm × 1 cm). Elle est très hétérogène, très vascularisée, et le tissu hépatique, en très petite minorité, s'intrique étroitement avec le tissu tumoral. Par ailleurs, les caractéristiques cellulaires sont les mêmes et la prolifération est intense. Il y a davantage de nécroses centrales, mais beaucoup moins que dans la tumeur primaire.

La portion de gauche de cette métastase est surtout formée de petites cellules du type *b*, celle de droite par des cellules plutôt grosses, de type *a*, surtout à la périphérie des ampoules et des boyaux.

Au centre de cette métastase, les boyaux cellulaires végétants, poussent des éperons dans de vastes lacs sanguins, mais il est rarissime de pouvoir identifier des cellules migratrices dans un capillaire dilaté.

Dans de rares endroits, on pense à une architecture de glomérulée, passant au centre, à une structure plutôt réticulée. Parfois



la portion externe de la métastase est bordée de tissu hépatique qui donne l'impression de devenir tumoral.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous sommes en présence d'une tumeur maligne corticosurrénalienne avec métastases dans le foie et le poumon qui s'est montrée capable de viriliser un Rat femelle après la naissance (sinon il y aurait eu des répercussions sur l'appareil urogénital interne). Malgré cette action masculinisante (clitoris transformé en pénisoïde) le tractus génital est de type femelle, ainsi que les glandes mammaires, salivaires et les préputiales. Ceci s'explique par la présence d'un seul ovaire droit (le gauche a dû dégénérer par suite de l'énorme développement de la tumeur) et cet ovaire devait sécréter des œstrogènes de façon chronique, puisque, malgré la présence de follicules mûrs, aucune trace d'activité lutéale n'a pu être décelée: ni corps jaunes, ni état sécrétoire du tissu thécal et théco-interstitiel. Les grosses cellules spéciales du stroma ovarien sont de nature discutable, difficiles à homologuer à des cellules sécrétant la progestérone, bien que dérivant apparemment de certaines cellules de la granulosa de follicules atrophiques. Si par hasard elles sécrétaient de la progestérone cela devait être à taux réduit, comme en témoignent les récepteurs sexuels. Les pseudo-« cordons séminifères de type sertolinien », plus nombreux que chez d'autres vieilles femelles non virilisées, dérivent vraisemblablement d'invaginations périphériques de l'épithélium germinatif, engendrant des follicules anovulaires végétants. Ceux-ci ne me paraissent pas pouvoir expliquer la virilisation de cette femelle et, dans certaines tumeurs ovariennes de ce type, sécrètent plutôt des œstrogènes, comme c'est le cas aussi de ces mêmes formations tumorales chez les chiens mâles. Toutefois l'absence d'expérimentation ne me permet pas de trancher la question et nous ne savons pas si l'ovariotomie de cette femelle aurait modifié sa virilisation.

De toute façon, l'énorme adénocarcinome corticosurrénalien permet de supposer que c'est la tumeur qui est virilisante, comme chez les femmes. Mais là encore, il aurait fallu pouvoir le prouver par son ablation, ce qui n'aurait du reste pas suffi, vu l'existence de

métastases. Seules les transplantations de celles-ci sur sujets castrés auraient pu éclairer le problème.

Nous admettons, par analogie, que la virilisation a été causée par la sécrétion d'excès d'androgènes par la tumeur surrénalienne. Nous savons très bien que la surrénale normale en sécrète et que cette fonction androgène est exacerbée par la castration à long terme: notre groupe de chercheurs en a observé 5 cas magnifiques chez les Cobayes femelles ovariectomisées à l'âge adulte (en voie de publication) et ceci au cours de la 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> année après l'opération: dans ces cas il ne s'est pas développé de carcinome malin, mais un ou plusieurs adénomes corticaux caractéristiques (Cobaye).

Quelle peut être la cause du développement de cette tumeur corticosurrénalienne rarissime chez le Rat? Il y a eu sans aucun doute, une dysfonction hypophysaire liée à cette évolution. Tandis que le facteur gonadotrope folliculostimulant (FSH) paraît avoir exercé normalement son action sur les follicules de l'unique ovaire, et avoir provoqué peut-être des proliférations tardives supplémentaires de son épithélium germinatif (tubes sertoliniens à cinèses), l'hormone lutéinisante LH paraît nettement déficiente, incapable de susciter la formation de corps jaunes ni de maintenir un état sécrétoire actif du tissu théco-interstitiel (index nucléaire élevé de cellules petites et involuées). Ce facteur LH a-t-il pu agir sur la genèse de la tumeur virilisante? (On sait qu'il est capable chez la Souris castrée hypophysectomisée (CHESTER JONES) ou le Rat, opéré de même (PONSE) d'exciter la fonction androgène de la zone X pérимédullaire ou du cortex juvénile des Souris et des Rats, malgré l'hypophysectomie). N'aurait-il pas déclenché la fonction androgène de la tumeur corticosurrénalienne? Ou bien s'agit-il d'un «shift» LH au profit de la sécrétion d'un taux exagéré d'ATCH? Nous ne le pensons pas, car l'école de HOUSSAY n'a pas décelé d'action de l'ATCH injecté sur les tumeurs de castrats.

En tout cas, la tumeur hyperactive, avec ou sans la collaboration de la petite surrénale droite atrophiée, a sécrété, outre les androgènes, une quantité suffisante de corticoïdes d'importance vitale qui ont été capables d'assurer la survie, malgré la disparition de toute l'architecture et de la différenciation caractéristique cellulaire d'un cortex surrénalien. La tumeur hétérogène paraît être composée de deux catégories cellulaires au moins, les grosses et les petites cellules, et l'on peut se permettre de supposer que les boyaux micro-

cellulaires dérivait de la glomérulée et sécrétaient des minéralo-corticoïdes du type de l'aldostérone, tandis que les amas de grosses cellules végétantes correspondaient à des cellules fasciculo-réticulées, modifiées, rarement spongiocytaires et soudanophiles, capables de sécréter les corticoïdes indispensables à la régulation des métabolismes organiques, avec, de plus, des androgènes en quantité plus fortes que normalement.

En définitive, on ne peut que regretter qu'un matériel aussi captivant, découvert post-mortem, au cours de travaux pratiques opératoires, n'ait pu servir à une expérimentation judicieuse qui nous aurait permis d'élucider des points fort importants, en particulier de prouver le pouvoir androgène de ce carcinome très rare du cortex surrénalien.

IGLESIAS a pu compléter cette lacune par la transplantation de ses tumeurs, mais, dans son cas, elles n'étaient pas sexuellement actives.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOYD, W. 1961. *Textbook of Pathology*, 7<sup>e</sup> ed., Henry Kimpton, London: p. 995-996.
- BULLOCK, F. D. et CURTIS, M. R. 1930. *Spontaneous tumors of the rat*. J. Cancer Res. 14: 1-115.
- CARDEZA, A. F. 1954. *Histologia de los tumores de la suprarenal en ratas castradas*. Rev. Arg. Biol. 30: 200-209.
- DALTON, A. J., EDWARDS, E. J., ANDERVONT, A. B. 1943. *A spontaneous transplantable adrenal cortical tumor arising in a strain C mouse*. J. Nat. Cancer Inst. 4: 329-338.
- GUÉRIN, M. 1954. *Tumeurs spontanées des animaux de laboratoire. (souris, rats, poules)*. Paris, Amédée Legrand éd., p. 125-127.
- GUYÉNOT, E. 1946. *Les deux actions gonadotropes de l'urine de femme enceinte. I Variations indépendantes des seuils acmogènes et crinogènes*. Rev. Suisse Zool., 53, suppl. 1-210.
- HOUSSAY, A. B., CARDEZA, A. F., FOGLIA, V. G. et PINTO, M. R. 1953. *Adrenal tumors in gonadectomized Rats*. Acta Physiologica latino-americana, 3: 125-130.
- CARDEZA, A. F., HOUSSAY, B. A. et PINTO, M. R. 1954. Rev. Soc. Arg. Biol. 30: 241.
- IGLESIAS, R., MARDONES, E. 1958. *Spontaneous and transplantable functional tumor of the adrenal cortex in the A × C Rat*. Brit. J. Cancer, 12: 20-27.

- IGLESIAS, R., MARDONES, E. 1958. *Influence of hormones on the growth of a transplantable suprarenal tumor*. Ibidem, 12: 28-31.
- SALINAS, S. 1961. *Second spontaneous transplantable fonctionnal tumor of the adrenal cortex of the A × C Rats*. Vè Congresso panamericano de Endocrinologia, Lima, 15-21 oct. (abstract).
- KIRSCHBAUM, A., FRANTZ, M., WILLIAMS, W. L. 1946. *Neoplasms of the adrenal cortex in non castrated mice*. Cancer Research, 6: 707-711.
- LOMBARD, Ch. 1962. *Cancérologie comparée*. Paris, Doin, éd.
- MOON, H. D., SIMPSON, M. E., LI CHO, Hao., EVANS, H. M. 1950. *Neoplasms in rats treated with pituitary growth hormone. II Adrenal glands*. Cancer Research, 10: 364-370.
- MULAY, M. S. 1960. *Corticoid activity of a transplantable adrenocortical carcinoma in Osborne Mendel Rats*. Endocrinology, 66: 769-772.
- PONSE, K. 1954. *Masculinisation paradoxale de Rats par des extraits gonadotropes gravidiques en fonction de l'hypophyse et de la surrénale*. Bull. Acad. Suisse Sci. Med., 10: 1-10.
- 1954. *Gonadotropines chorioniques et fonction androgène de l'ovaire « Colloque sur la fonction lutéale »* Paris, avril 1954, Annales Endocr. Masson éd. 57: 61.
- 1955. *Fonction androgène de l'ovaire chez l'animal*. III<sup>e</sup> Réunion Endocrin. langue française, Bruxelles. Annales Endocr.: 89-138.
- 1958. *Virilisation du Cobaye par la gonadotropine chorionique en présence ou en l'absence de l'hypophyse ou des surrénales*. Annales Endocr. 19: 809-819.
- RATCLIFFE, H. L. 1940. *Spontaneous tumors in two colonies of the Rats of the Wistar Institute of Anatomy and Physiology*. Amer. J. Pathol., 16: 237-254.
- WILLIS, 1962. *Pathology of Tumors*, 3<sup>d</sup> éd. Butterworth, London, p. 68.
- WOOLLEY, G. W. 1950. *Experimental endocrine tumors with special reference to the adrenal cortex*. Rec. Progress Hormone Research, Pincus, 5: 383-405.



## PLANCHE I.

- FIG. 1 et 2. — Carcinome surrénalien gauche (42 gr). Nécroses, infarctus sanguins; zones de bourgeonnement néoplasique ( $\times 2$ ).  
 FIG. 3 et 4. — Surrénale droite atrophiée ( $\times 2$  et  $\times 48$ ). Medulla normale; cortex désorganisé; capsule épaissie.

## PLANCHE II.

- FIG. 5. — Ovaire droit avec follicule mûr, à granulosa plissée, 2 canalicules « sertoliniens mâles » ( $\times 72$ ). Pas de corps jaunes.  
 FIG. 6. — Zone extra-ovarienne avec pavillon de la trompe à gauche, canalicules sertoliniens et cordons de cellules pseudo-lutéales à droite ( $\times 72$ ).  
 FIG. 7. — *Rete ovarii* et époophore (en haut à droite) ( $\times 72$ ).  
 FIG. 8. — Nombreux canalicules « sertoliniens » et boyaux de cellules « lutéales » dans le ligament large. ( $\times 72$ ).

## PLANCHE III.

- FIG. 9. — Deux canalicules « sertoliniens » avec groupes de cellules « pseudo-lutéales » dans le stroma ovarien ( $\times 184$ ).  
 FIG. 10. — Cellules « pseudo-lutéales » ( $\times 460$ ).  
 FIG. 11. — Follicule en atrophie avec desquamation de cellules « lutéales » jaunes dans l'antrum folliculi ( $\times 184$ ).

## PLANCHE IV.

- FIG. 12. — Corne utérine fibrosée à glandes atrophiées; sécrétion muqueuse s'échappant d'une glande ( $\times 72$ ).  
 FIG. 13. — Corne utérine à cellules caliciformes mucipares et conduits glandulaires kystiques (action chronique des œstrogènes + androgènes) ( $\times 696$ ).  
 FIG. 14. — Rate à corpuscules de Malpighi disloqués et amas irréguliers de cellules lymphoïdes; nombreux mégakaryocytes ( $\times 184$ ).  
 FIG. 15. — Glande salivaire de type femelle à prédominance muqueuse, non virilisée, en présence de thyroïdes et de surrénales anormales ( $\times 184$ ).

## PLANCHE V.

- FIG. 16. — Carcinome: zone à cellules grosses éosinophiles; hyperémie; histiocytes ( $\times 102$ ).  
 FIG. 17. — Zone à dégénérescence amyloïde en haut; cordons de petites cellules en bas ( $\times 102$ ).  
 FIG. 18. — Zone à petites cellules en prolifération bourgeonnante; pycnoses, cavernes ( $\times 102$ ).

## PLANCHE VI.

- FIG. 19. — Métastase pulmonaire soudanophile infiltrant tout un lobe ( $\times 12,5$ ).  
 FIG. 20. — Métastase pulmonaire à cellules éosinophiles, soudanophobes ( $\times 12,5$ ).  
 FIG. 21. — La même à un fort grossissement ( $\times 204$ ): desquamation de cellules carcinomateuses dans les bronchioles et alvéoles.

PLANCHE VII.

FIG. 22. — Métastase dans le foie, coiffé de deux pôles de tissu hépatique ( $\times 8,6$ ).

FIG. 23. — *Ibidem*. Infarctus sanguins; kystes par desquamation interne. ( $\times 56$ ).

FIG. 24. — Nombreux kystes ( $\times 74,5$ ).

FIG. 25. — *Ibidem*. Intrication du tissu hépatique et des cellules du néoplasme: cellules géantes ( $\times 56$ ).

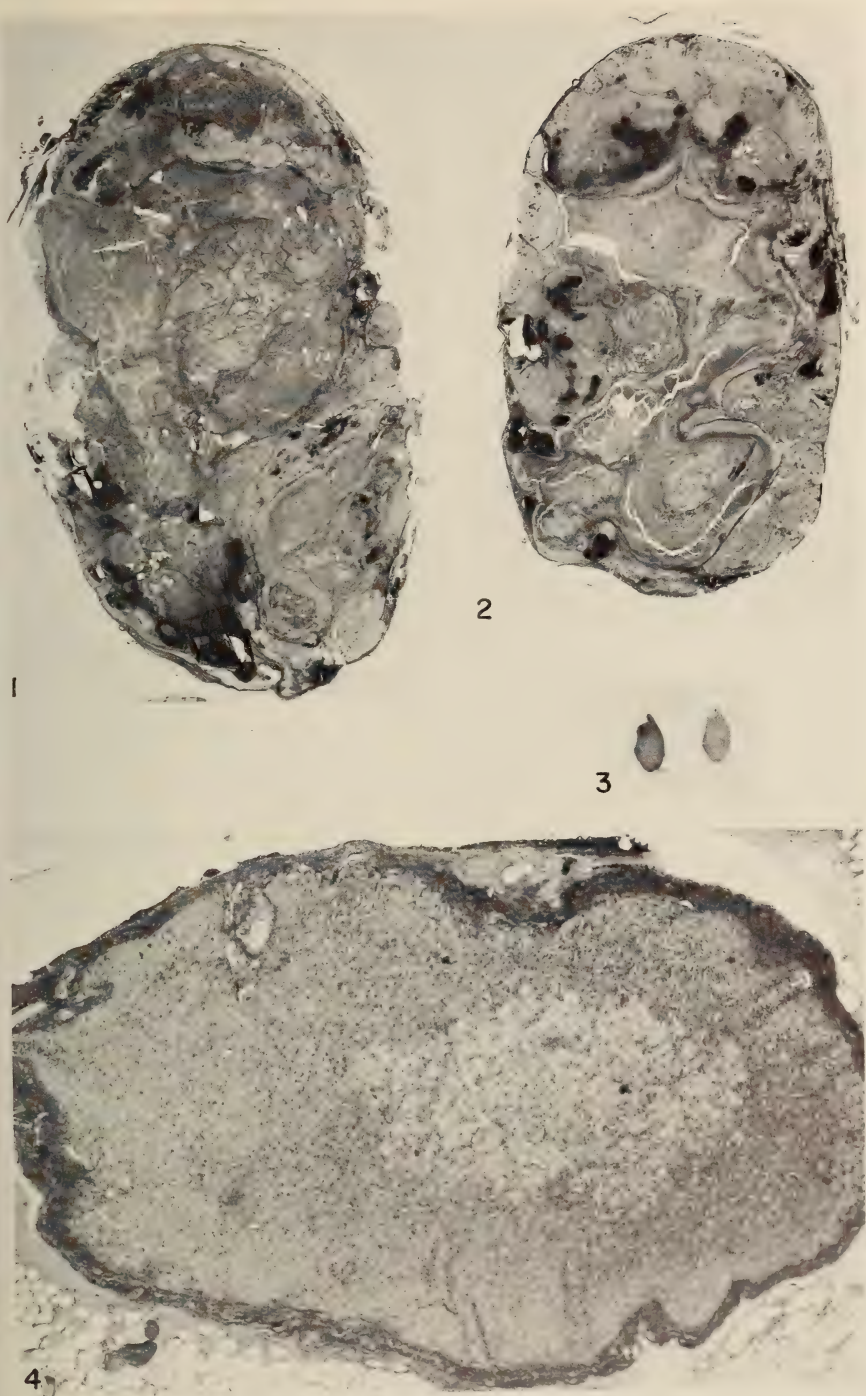
PLANCHE VIII.

FIG. 26. — Cellules à noyaux géants ou binucléées ( $\times 186$ ).

FIG. 27. — Rares cellules desquamées dans un vaisseau; cinèses. ( $\times 204$ ).

---



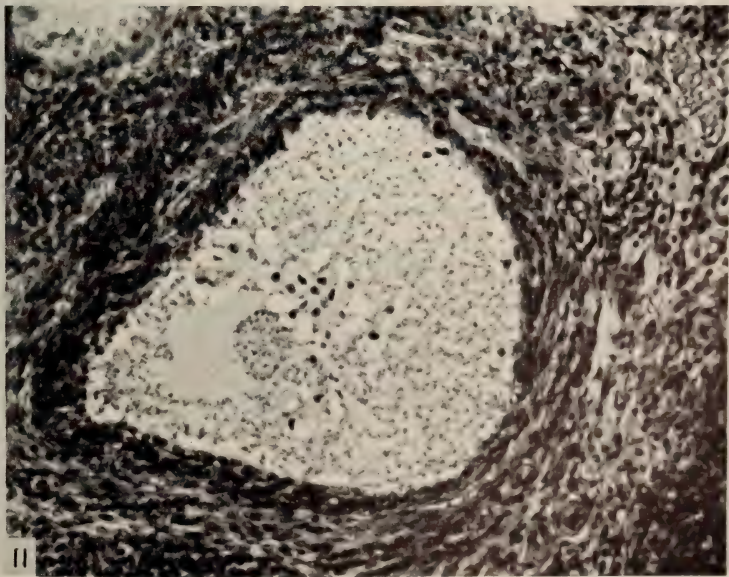
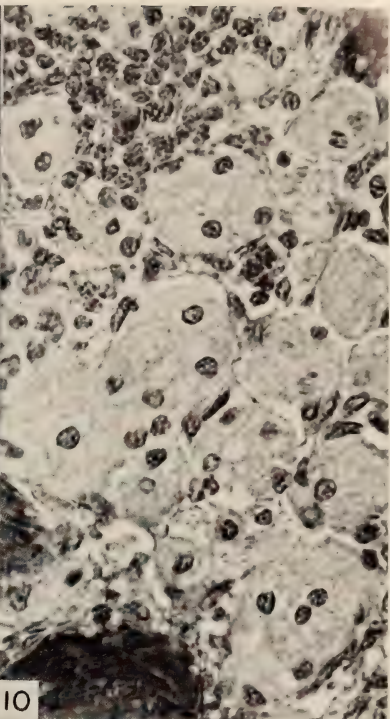
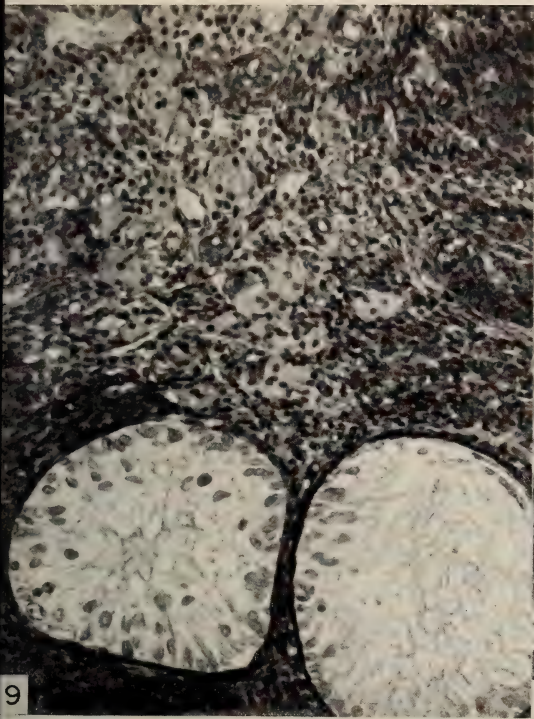


Légendes voir p. 184-185.

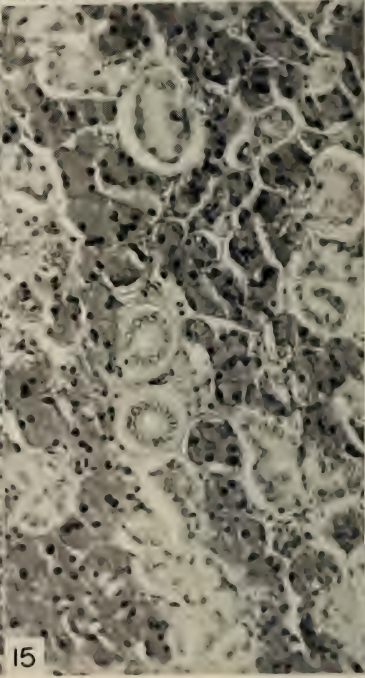
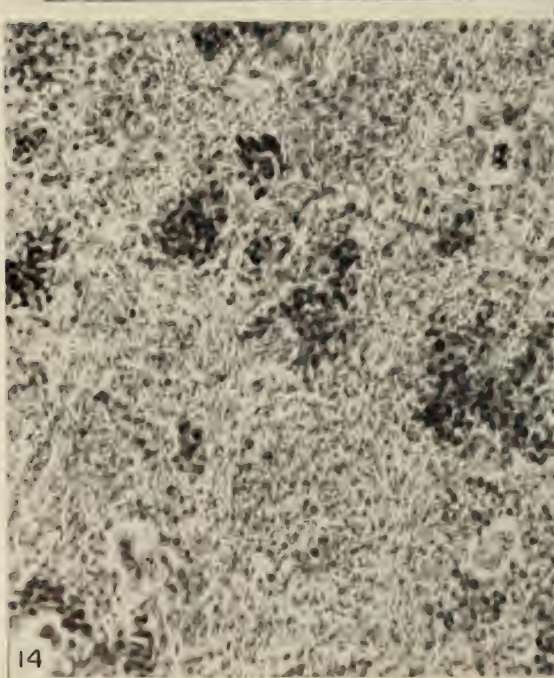
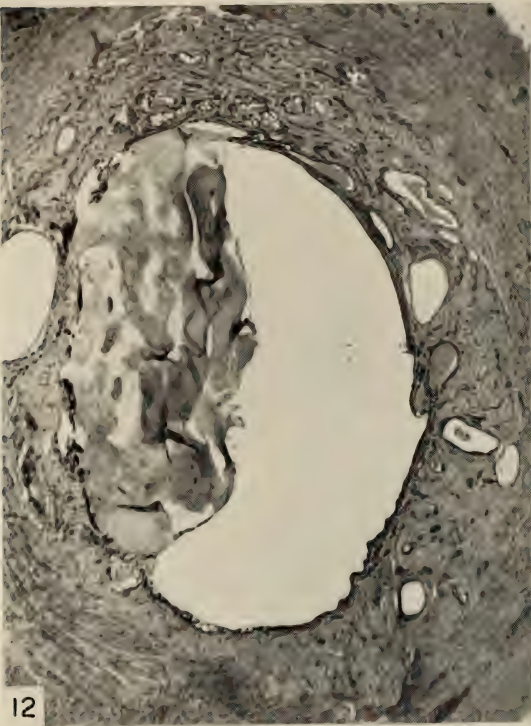


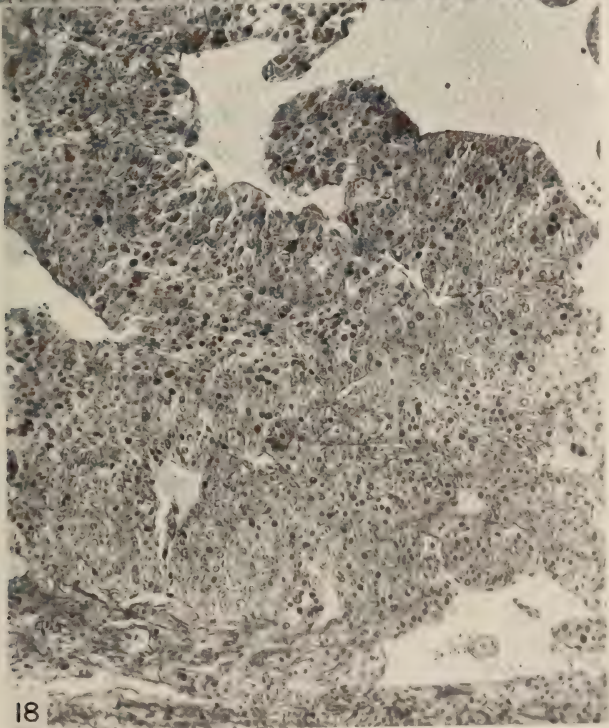
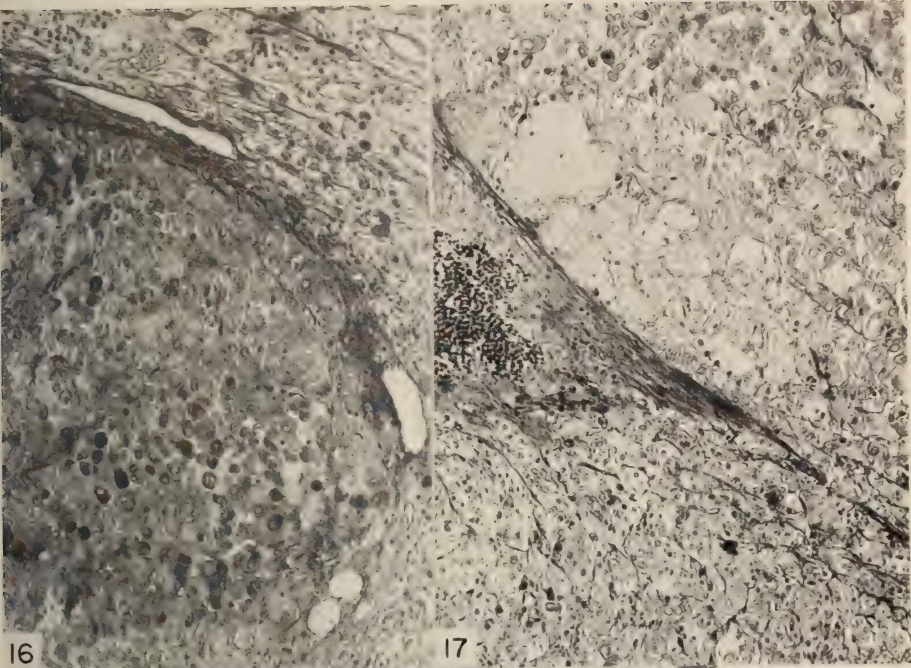




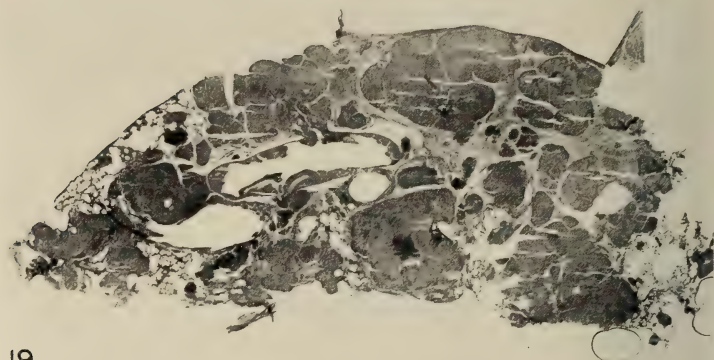




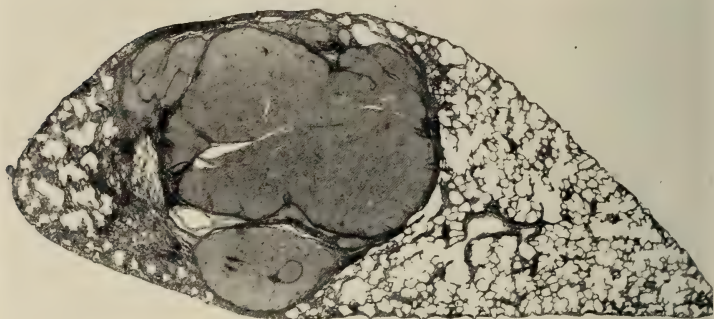




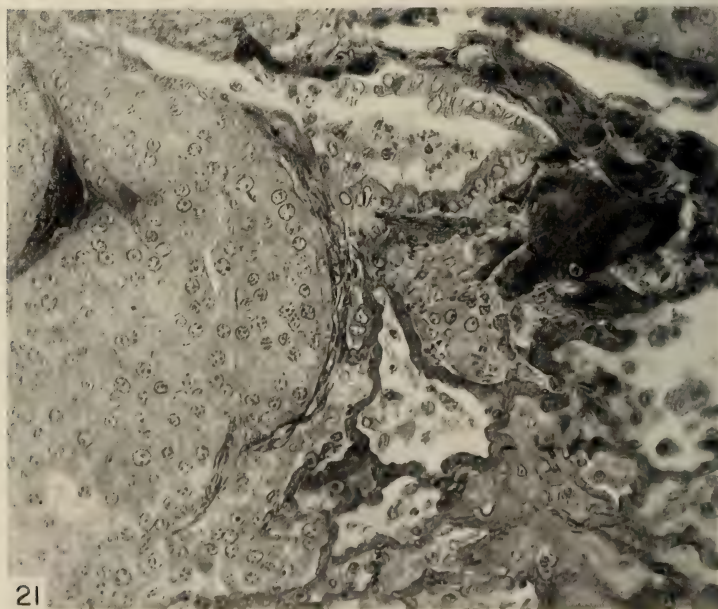




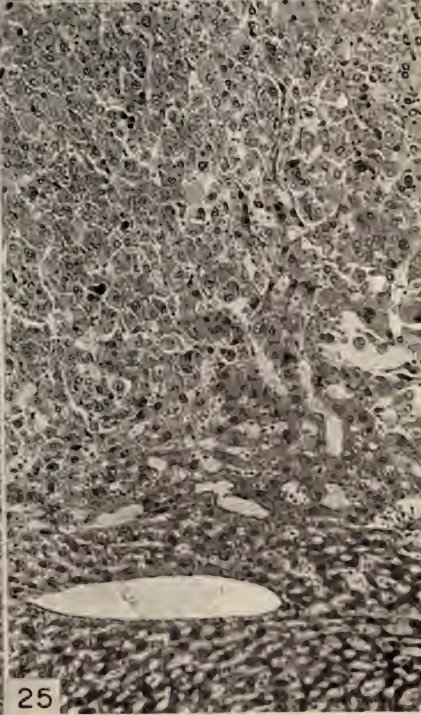
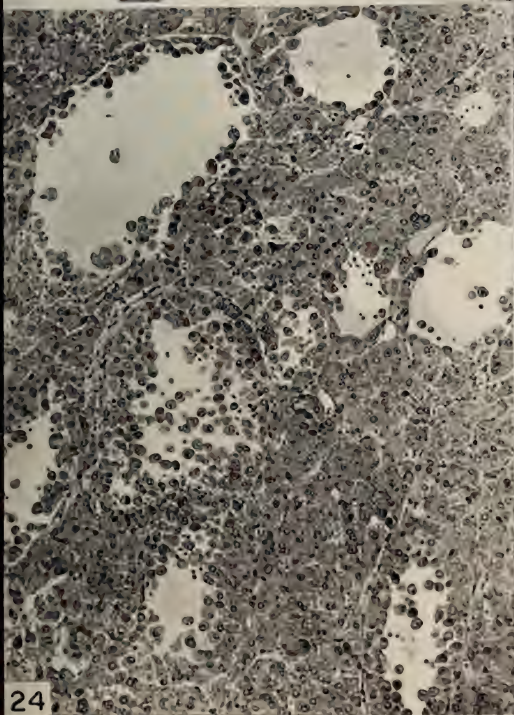
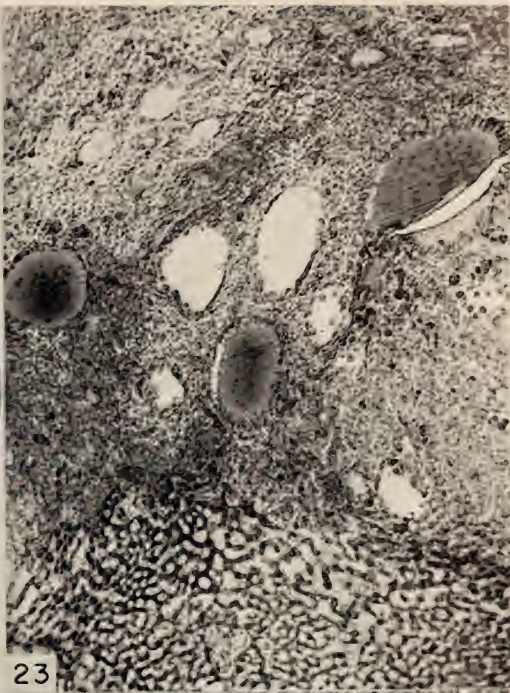
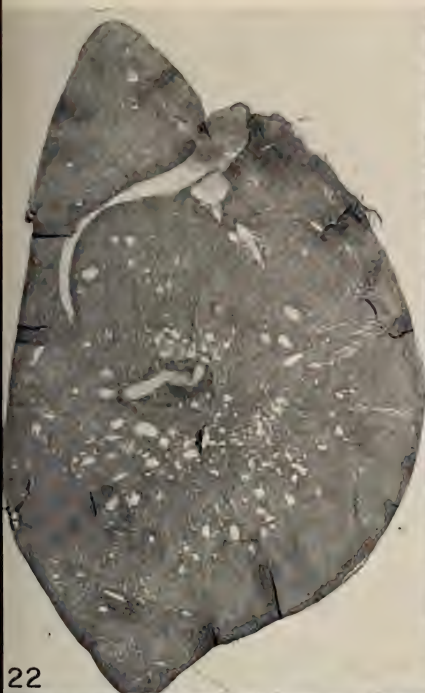
19



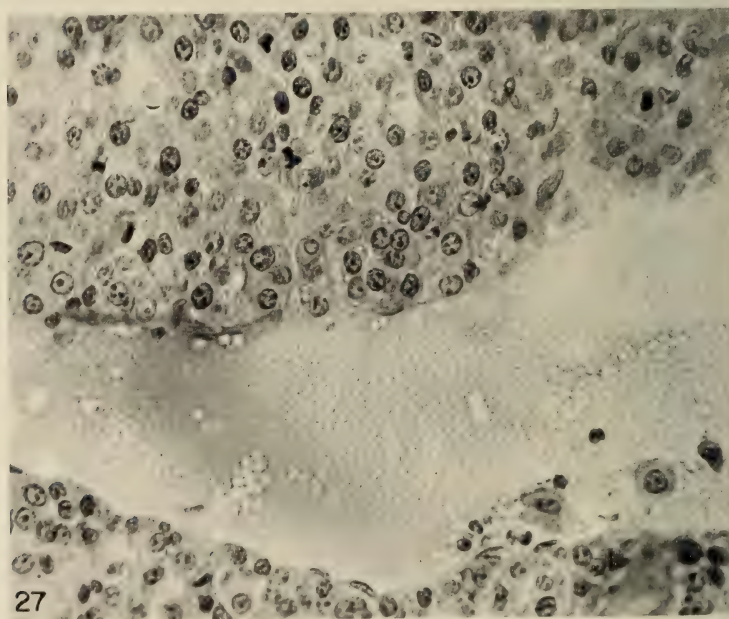
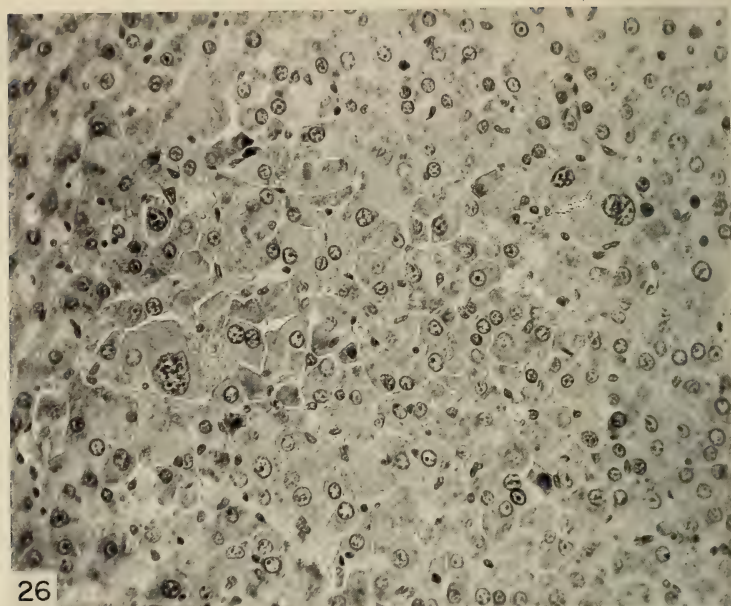
20



21







# Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei *Buccinum*, *Murex* und *Nucella* (Gastrop. Prosobranchia)

par

**Adolf PORTMANN und Esther SANDMEIER**

Mit 13 Abbildungen im Text

## 1. EINLEITUNG

Die Untersuchungen über die frühe Entwicklung der Prosobranchier sind zahlreich. Trotzdem sind manche Varianten der frühen Lebensphase noch immer ungenügend bekannt — auch von Arten, die weit verbreitet und deren Adultformen gut erforscht sind. Das gilt besonders für die Formen, deren Keime sich längere Zeit in Laichkapseln entwickeln und auf Kosten abortiver Nähreier oder grösserer Eiweissvorräte der Kapsel leben.

Die Ansicht, die SIMROTH vor mehr als einem halben Jahrhundert in einem führenden Handbuch ausgesprochen hat, schien den Sachverhalt so klar zu kennzeichnen, dass die Aufmerksamkeit auf andere, interessantere Aufschlüsse versprechende Phänomene gerichtet wurde. Er schreibt: „Im übrigen wird die innere Ausbildung durch den Dotter eher verlangsamt, da die Larve nicht gezwungen ist, ihre Gewebe in den unmittelbaren Dienst aktiven Nahrungserwerbs zu stellen. Von einer besonderen Metamorphose braucht deshalb kaum geredet zu werden.“



Diese Stelle bezieht sich ausdrücklich gemeinsam auf *Nassa*, *Fulgur*, *Fusus* u. a. (p. 712). Wie weit die Wirklichkeit von dieser Darstellung abweicht, hat der eine von uns bereits in mehreren Studien untersucht (PORTMANN, 1925, 1955). Auch A. FRANC ist

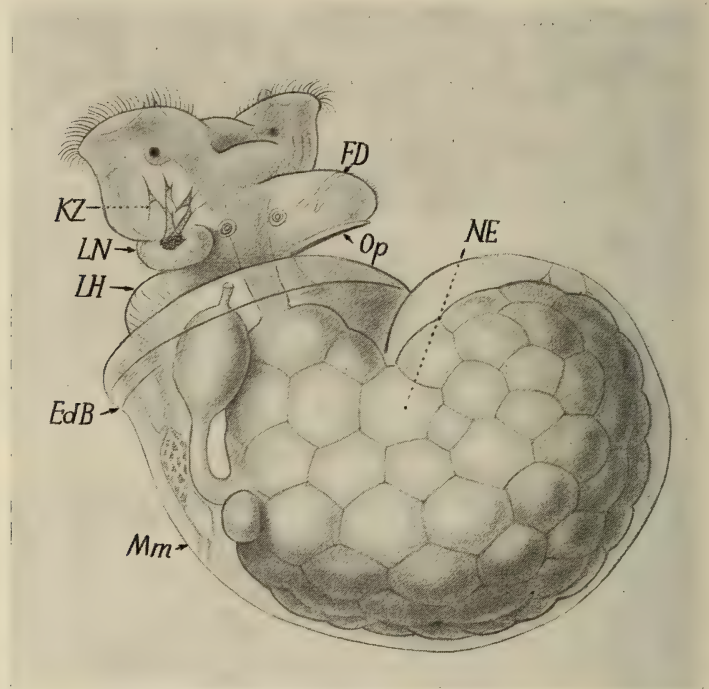


ABB. 1

Veliger von *Buccinum* nach Aufnahme der Näreier  
(Macromeren und Enddarmblase)

1943 zu entsprechenden Ergebnissen gelangt. Indessen sind die Eigenheiten dieser Formen mit Näreiern (auch solche mit anderen vor der Mutter gelieferten Nährstoffen) viel umfangreicher, als es zu Beginn der Arbeiten erschien. Die Metamorphose dieser Arten ist im Gegensatz zu der einst vorherrschenden Ansicht wohl die komplizierteste unter den Formwandlungen der Mollusken-Ontogenese. Einigen Besonderheiten dieser Entwicklung, welche die Ernährungsorgane betreffen, gilt die hier vorgelegte Arbeit (Abb. 1).

Unsere Studie umfasst die Gattungen *Buccinum undatum* L., *Nucella (Purpura) lapillus* L. und *Murex trunculus* L. als Formen mit Nähreiern; sie zieht auch Erscheinungen aus der Entwicklung anderer Typen bei. Das ältere Material (*Buccinum*, *Nucella* von Roscoff, *Fusus* von Banyuls) ist in jüngster Zeit erweitert worden: zusätzliche *Murex*-Stadien stammen von Banyuls-sur-mer, solche von *Buccinum* und *Nucella* wurden im Frühjahr 1963 in Roscoff gesammelt. Die Bearbeitung geht weiter. Abgesehen von den Beobachtungen an lebenden Larven, dienten für unsere Studie in der Hauptsache die gewöhnlichen histologischen Methoden.

## 2. DER VORDERDARM

Das ectodermale Stomodaeum hat bei den Formen mit reichen Nährstoffen in der Laichkapsel sogleich nach dem Durchbruch zum Mitteldarm die Aufnahme dieser Nahrung zu bewältigen. Diese besondere Phase ist bei allen Arten durch eine beträchtliche Verzögerung der Radula-Entwicklung ausgezeichnet (Abb. 2, 3).

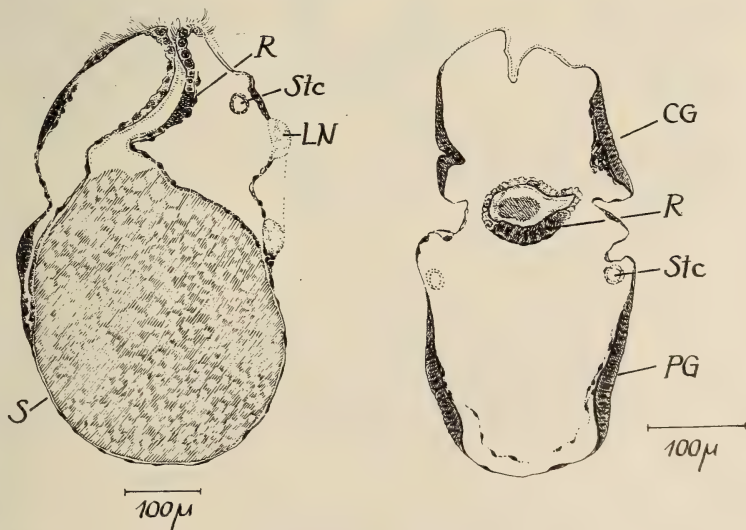


ABB. 2

Veliger von *Nucella* vor dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme. Die Schale ist relativ gross, aber die Bildung der Mantelhöhle stark verzögert.

Links sagittal, rechts ein transversaler Schnitt durch die Kopfregion im Radulabereich. Die Ganglienentwicklung ist verzögert.



ABB. 3

Veliger von *Nucella*. Querschnitte im Kopfgebiet, oben in Mundnähe, unten im Stomodaeum auf der Höhe der Cerebralganglien, die als Cerebraltuben angelegt sind.

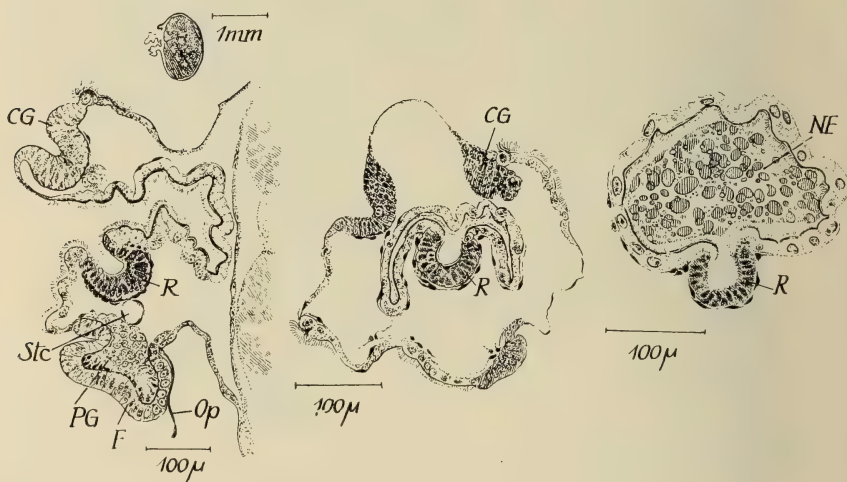


ABB. 4

Veliger von *Buccinum* auf dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme. Links: Kopf sagittal; die Radulatasche gliedert sich ab, die Ganglien wachsen stärker. Mitte und rechts: Kopf, resp. Vorderdarm quer, vor und während der Aufnahme eines Nähreies; die Radulatasche wird durch das Schlucken des Nähreies nicht verändert.

Bei allen Arten, die Gegenstand unserer Untersuchung sind, wird die Radula-Bildung am Beginn der Entwicklung unterdrückt (s. auch FRANCO, 1943). Die Anlage bleibt als kleine Zellplatte dem Epithel des Vorderdarms eingegliedert und hebt sich deutlich durch den embryonalen Zelltyp von den differenzierten Zellen des

aktiven Vorderdarms ab. Wenn die Schale bereits den Eingeweidesack umgibt, verharrt die Anlage der Radula noch immer auf dem Zustand der undifferenzierten Platte und darf wohl mit einer Imaginalscheibe der Insekten verglichen werden. In dieser Frühphase ist der Oesophag dorsoventral deutlich verschieden gebaut; bei den Arten mit Nähreiern sind in der dorsalen Partie die Zellen flacher und sehr dehnbar, in der ventralen auch ausserhalb

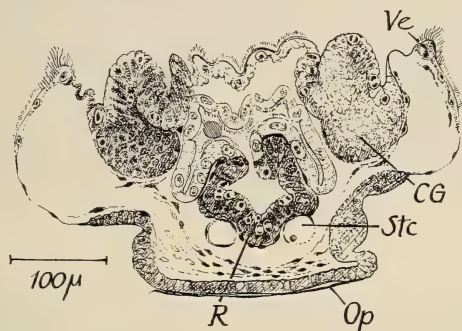


ABB. 5

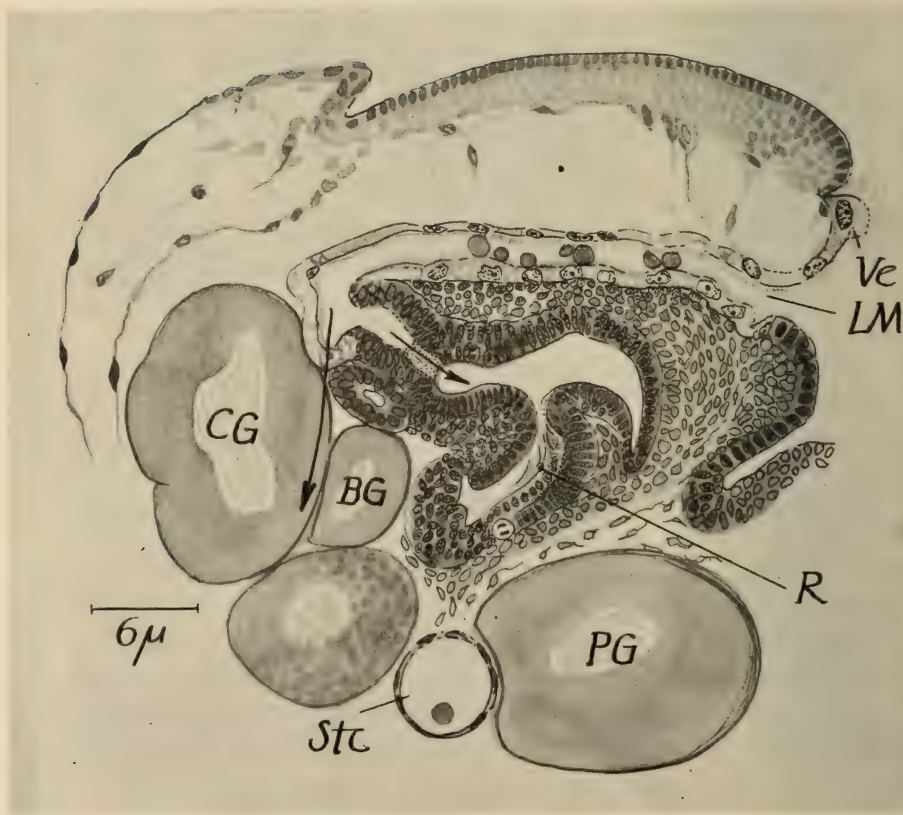
Veliger von *Buccinum* gegen Ende der Nähreieraufnahme. Schrägschnitt durch Kopf und Fuss. Gliederung der Radulatasche beginnt, Cerebralganglien als Masse abgegliedert.

der Radulaplatte höher und zylindrischer. Von dem hochzelligen Dorsalwulst, der bei *Fusus* portionenweise das Eiweiss in den Oesophag presst (PORTMANN, 1955), ist bei den erwähnten Formen nichts zu sehen.

Erst wenn die Nahrungsaufnahme beträchtlich vorgeschritten und ein stattlicher Nährsack gebildet ist, setzt die Ausbildung der Radulatasche durch lebhaftes Zellteilungen ein (Abb. 4—6). Die Aufnahme von Nähreiern geht in dieser Phase noch einige Zeit weiter; im Augenblick des Eitransportes durch den stark erweiterten Vorderdarm bleibt die auswachsende Radulatasche von dieser Erweiterung ausgeschlossen: sie folgt also jetzt schon ausschliesslich ihren besonderen Formgesetzen (Abb. 4).

Nach der Aufnahme von Nährmaterial setzt die intensive Ausbildung des Nervensystems ein und in enger räumlicher Beziehung auch die der Schlundorgane (Abb. 6, 7). Späte Stadien in der Laichkapsel zeigen die erste Anlage von Radulazähnen. Der





mächtige Rüsselapparat aber entsteht sehr viel später. Er bildet um Mundöffnung und Pharynx eine grosse Hauttasche mit Retraktormuskeln. Die spätesten Stadien, die uns zur Verfügung stehen, zeigen die erste Bildung dieser Tasche. Die Ontogenese des Rüssels muss noch untersucht werden. Sie beginnt in der späten Kapselphase; doch dürfte sie sich noch auf die erste Zeit nach dem Auschlüpfen erstrecken.

### 3. DIE MACROMEREN

Im typischen Entwicklungsgang bleiben die Macromeren des Furchungsstadiums im Teilungsrhythmus zwar zurück, aber sie gliedern sich doch früh in den Aufbau des Mitteldarms ein. Dass dabei in einzelnen Fällen die besonders dotterreiche D.-Macromere auffällig spät erkennbar ist, hat H. HOFFMANN bereits 1902 hervorgehoben; dieser Fall ist am Beispiel von *Nassa mutabilis* sehr bekannt geworden.

Im Anschluss an erste Beobachtungen von BOBRETZKY wurde gezeigt, dass bei *Fusus* alle 4 Macromeren bis in sehr späte Phasen kurz vor dem Schlüpfen nachweisbar sind (PORTMANN, 1955), dass sie sich lange Zeit in Gestalt und Grösse wenig verändern und ihren Dotter nur sehr langsam abbauen. Auch bei *Fusus* zeigt der Kern der D.-Macromere ein von den drei übrigen abweichendes Verhalten.

Im Anschluss an die Untersuchung von *Fusus* prüften wir neu das Schicksal der Macromeren in der Spätphase der Entwicklung der Prosobranchier mit Nähreiern. Auch bei *Buccinum* und *Murex* werden die Macromeren früh aus der weiteren Entwicklung der Mitteldarmwand ausgeschaltet und in einer von Art zu Art wech-

---

ABB. 6

Veliger von *Buccinum* nach Abschluss der Nähreieraufnahme. Sagittalschnitt durch den Vorderdarm mit Schlundkopf. Die Umbildung der Radulatasche zum Pharynx setzt ein.

ABB. 7

Veliger von *Buccinum*: Spätstadium. Die Differenzierung des Pharynxgebietes schreitet fort, die Verbindung mit dem larvalen Schlund wird verengt, die ersten Radulazähne bilden sich. Die Rüsselscheide mit dem Rhynchostoma ist noch nicht geformt.

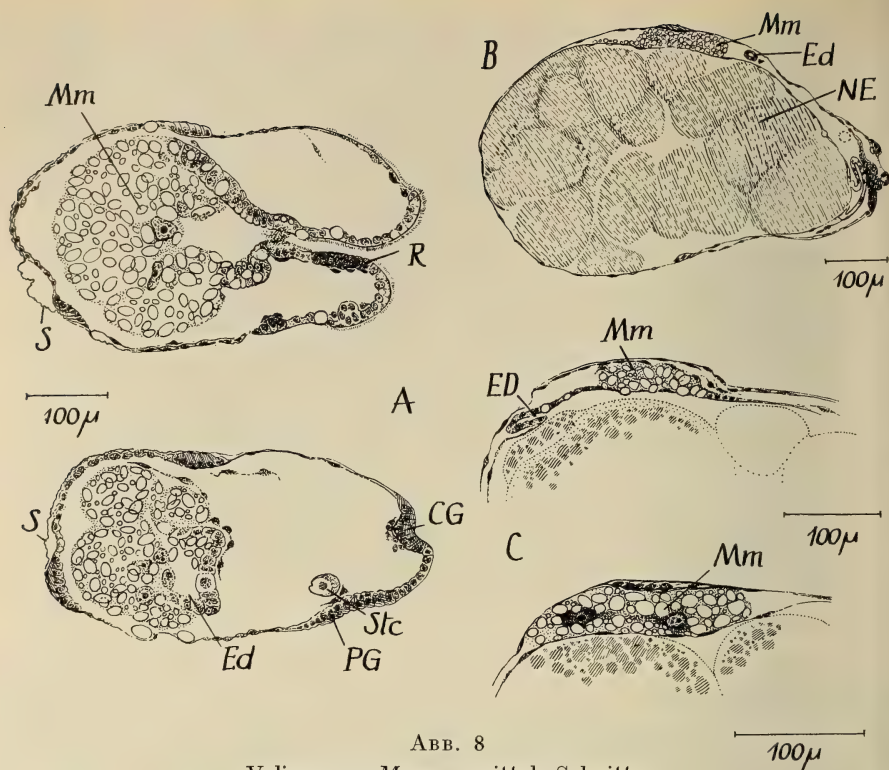


ABB. 8

Veliger von *Murex*, sagittale Schnitte.

- A 2 Schnitte eines Keims vor Nahrungsaufnahme, oben Mitteldarm mit Macromeren, unten Abgang des Enddarms.  
 B Während der Nahrungsaufnahme; der Schnitt zeigt die Lage der Macromeren.  
 C 2 aufeinanderfolgende Schnitte im Enddarmgebiet, mit 2 Kernen der Macromeren.

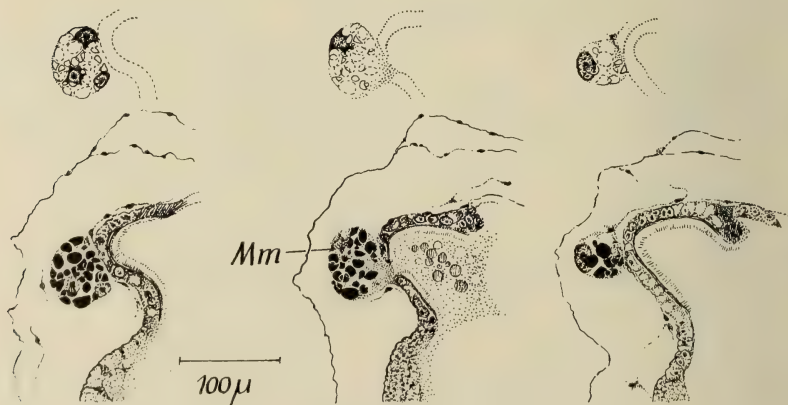


ABB. 9

*Buccinum*, spätes Veligerstadium, 3 aufeinanderfolgende Schnitte aus der Region der Macromeren und dem Cilienteil des Mitteldarms. Das mittlere Bild zeigt die Eingliederung der Macromeren in das Darmepithel; die oberen Skizzen betonen die Lage der Macromerenkerne.



selnden Weise im Abbau des Dotters und im Kernverhalten arretiert (Abb. 8—10). Die Verhältnisse bei *Nucella* werden zur Zeit noch eingehender untersucht. Immerhin darf jetzt schon erwähnt werden, dass die Macromeren sich bis zum Durchbruch des Stomodaeums typisch verhalten, dass wir aber im Maximum der Nähreieraufnahme nur noch eine sehr grosse Macromere mit

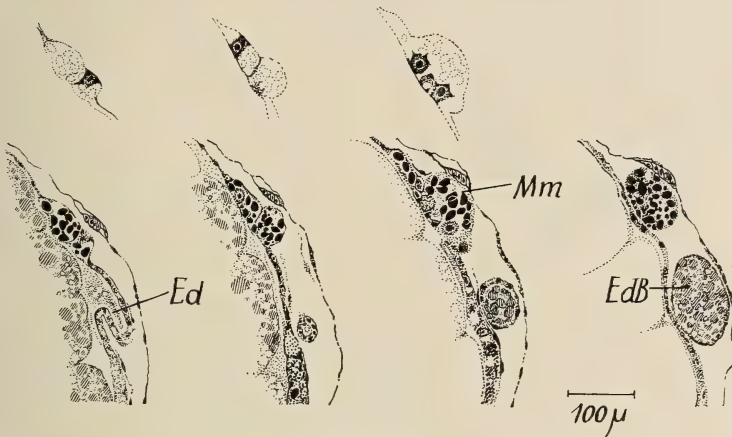


ABB. 10

*Buccinum*, spätes Veligerstadium; 4 aufeinanderfolgende Schnitte. Im Gegensatz zu Abb. 9 sind Enddarmabgang und Enddarmblase im Schnitt getroffen. Die oberen Skizzen zeigen die Macromerenkerne.

einem aberranten Kern feststellen, in der die Dotterplättchen unverdaut erhalten sind (Abb. 14). Der eine von uns hat die Macromerengruppe bereits um 1930 bei *Buccinum* bemerkt, aber damals als „Drüse“ gedeutet und nicht weiter verfolgt, da seinerzeit niemand ein so spätes Verbleiben von Macromeren erwartet hat. Auch bei anderen Gattungen lässt sich die Macromerengruppe bereits am Lebenden durch eine Farbnuance von den Nähreiern im Darmlumen trennen. Da die früheste Periode des freien Lebens nach dem Verlassen der Kapsel noch nicht untersucht ist, kennen wir das späte Schicksal dieser Zellen noch nicht. Die Dotterplättchen sind auch in vorgerückten Phasen in den arretierten Macromeren noch intakt. Bei den hier dargestellten Arten sind die Macromeren stets in die Darmwand eingegliedert.



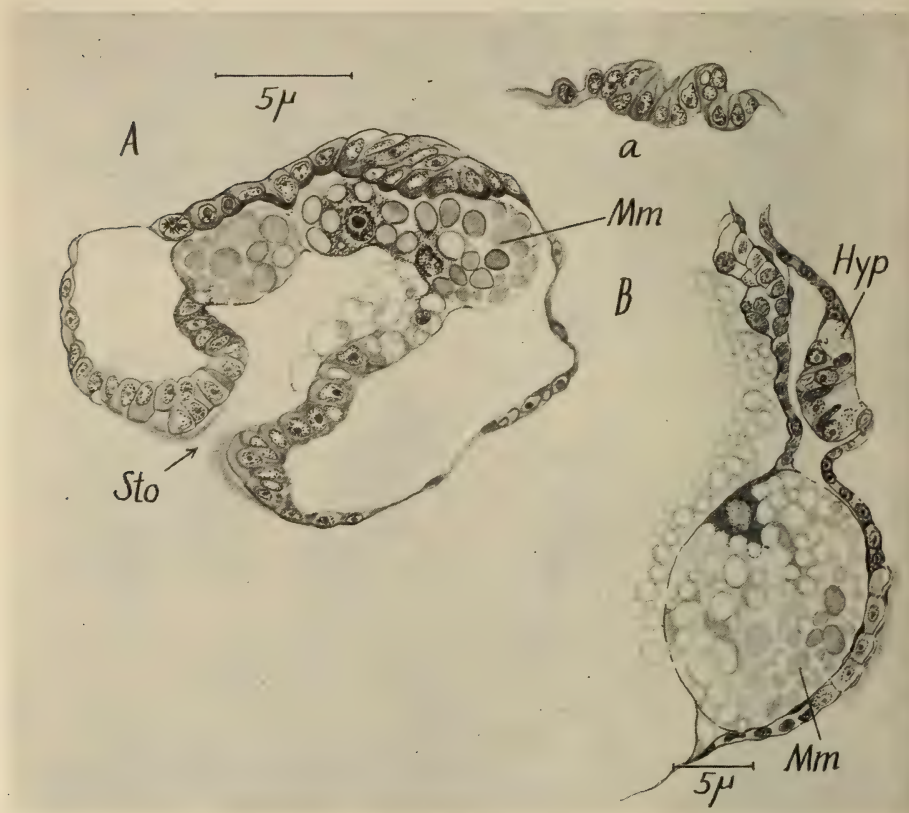


ABB. 11

Veliger von *Nucella*.

- A Vor der Nähreieraufnahme; typische Macromeren. Bei a die erste Einsenkung der Schalendrüse.
- B Auf der Höhe der Nähreieraufnahme; eine grosse Macromere (mit Kern) ist in die Wand des Mitteldarms eingegliedert.
- Die Anlage der Hypobranchialdrüse ist noch nicht in die auf diesem Stadium sich bildende Mantelhöhle aufgenommen.

#### 4. DER ENDDARM

In den Frühstadien ist der Enddarm ein kurzer Blindsack, der im Stadium vor der Torsion in der Sagittalebene liegt und ventral gerichtet ist. Mit der Torsion verlagert er sich nach rechts, wächst zugleich sehr allmählich in die Länge und wird zu einem mit Cilien ausgekleideten Schlauch.

Bei *Nucella* wird sein Wachstum in der Periode der Nähreieraufnahme stark gehemmt; er bleibt lange Zeit ein sehr kurzes Rohr. Erst in der Spätphase wächst er in der eben geschilderten Weise aus, während der Abbau der Nährmasse fortschreitet. Auch bei *Murex* wird der Enddarm nach der Aufnahme der Nähreier zu einem langen Rohr. Ein kleiner Blindsack in der Nähe des Afters ist auffällig, aber ohne nachgewiesene Beziehung zur Verdauung der Nähreier.

In beiden Fällen zeigt der Enddarm keine besonderen Strukturen. Anders bei *Buccinum*: Zu Beginn wächst er normal aus. Aber mit der Entstehung des grossen Nährsacks im Mitteldarm setzt eine bisher nur bei *Buccinum* beobachtete Neubildung ein: als transitorisches Organ entsteht eine zartwandige grosse Blase; scharf begrenzt liegt sie zwischen einem Ursprungsteil, dem proximalen Enddarm, und dem distalen, nach aussen führenden Teil. Im Gegensatz zu der Spätphase ist am Anfang die Blase nach beiden Seiten gleich scharf abgesetzt (Abb. 1).

Das Epithel ist im Blasenteil flach, aber im proximalen, noch verengten Teil mit Cilien besetzt. Am lebenden Keim ist deutlich feststellbar, dass die Schlagrichtung der Cilien vom After zum Mitteldarm geht. Damit deckt sich auch der Befund, dass man nie irgendwelche Kotreste aus dem After austreten sieht.

Weiter beobachtet man am lebenden Veliger von Zeit zu Zeit im proximalen Teil Kontraktionswellen, die das Lumen verengern. Sie verlaufen entgegengesetzt der Richtung des Cilienschlags und transportieren Ketten von isolierten Dotterkörnern, die aufgelösten Nähreiern entstammen und in die Enddarmblase geleitet werden. Nie ist ähnliches im distalen Enddarm zu sehen. In den späten Phasen des Kapsellebens füllt sich die Enddarmblase besonders stark. Die proximale Grenze wird durch Anfüllung mit Dottermaterial verwischt, während das distale Ende nach wie vor scharf vom letzten Darmteil abgesetzt bleibt (Abb. 12).

In dieser Blase geschehen wichtige Verdauungsprozesse der in der Kapsel eingeschlossenen Larven. Wir sind noch nicht in der Lage, die Vorgänge im Mitteldarm zu überblicken, weder für *Buccinum* noch für die andern Formen mit Nähreiern. Doch bezeugen die histologischen Bilder deutlich die Rolle der Enddarmblase von *Buccinum* als Ort der Auflösung der von den Nähreiern stammenden Dotterplättchen. Die Wahrscheinlichkeit ist gross.

dass ein wesentlicher Teil des Dotterabbaus in der Enddarmblase stattfindet. Vorzeitig aus der Kapsel befreite Larven leben nicht lange genug normal weiter, um eventuelle Rhythmen in der Tätigkeit der Enddarmblase verfolgen zu können. Das flachzellige Epithel der Blase hat keine Drüsenfunktion — weder Ferment-

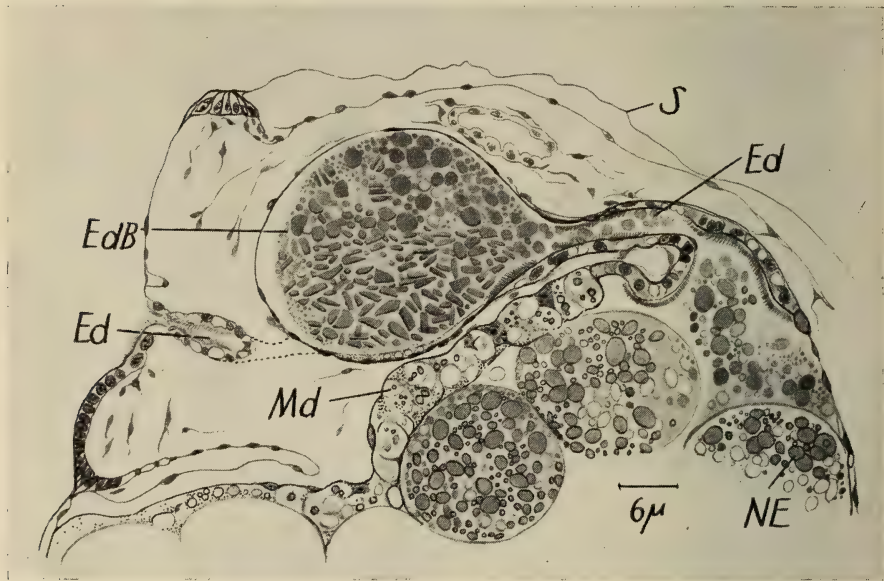


ABB. 12

Spätes Veligerstadium von *Buccinum*, nach Abschluss der Nähreieraufnahme. Der Schnitt zeigt den Abgang des Enddarms aus dem Mitteldarm, die Enddarmblase und den After. Der Gegensatz der Dotterplättchen in den Nähreiern und in der Enddarmblase ist deutlich.

bildung noch Resorption sind histologisch nachweisbar. Die Enddarm-Ausweitung erscheint lediglich als der Ort, wo anderswo — wohl im Mitteldarm — gebildete Fermente zur Wirkung kommen. Der Abbau der Dotterkörner und die Verflüssigung des Nährmaterials sind deutlich. So drängt sich der vorläufige Schluss auf, dass der dauernde Cilienstrom verdautes Material in den Mitteldarm zurückführt, während die zeitweisen Kontraktionen die abzubauen geformten Dotterelemente und damit auch Fermente aus dem Drüsenteil des Mitteldarms in die Enddarmblase einführen.



## 5. DISKUSSION

Da das Ziel dieser Studie eine vergleichende Übersicht von Entwicklungsweisen ist, müssen wir zuerst die Ausgangssituation für einen Vergleich bestimmen.

Als Grundlage dient eine frühe Phase der Entwicklung von Prosobranchiern, deren Ontogenese zu Larven mit freier Ernährung führt. Diese Norm folgt dem von RIEDL in die Diskussion eingeführten „Reisinger-Stadium“ oder den freien Trochophora-Stufen von *Patella* oder *Haliotis*. Sie zeigt die Anlage eines Wimpergürtels (dem Prototroch entsprechend), ferner die Ectodermgrube der Schalenanlage und die erste Andeutung eines Fusses. Der Auffassung folgend, die bereits 1960 dargelegt worden ist (PORTMANN, 1960), sehen wir in Schalenanlage und Fuss die frühe Manifestation einer besonderen Molluskenachse, welche die Formbildung in der Protostomierachse hemmt und zur Entwicklung von Cephalopodium (ventral) und Paleovisceralkomplex (dorsal) führt. Das frühe ventrale Abbiegen des Enddarms gehört bereits diesem Entwicklungsgeschehen an.

Dieses Stadium enthält in den Macromeren des Entoblasts mehr oder weniger Dottermaterial, das aber früh abgebaut wird. Der rasche Dotterabbau führt zur Umbildung der grösseren Entoblasten zu einem Mitteldarm, der zur Verarbeitung der von aussen aufgenommenen Nahrung fähig ist. Dies gilt für Gastropodentypen mit direkter Entwicklung wie *Rhodope* (RIEDL) wie auch für die archaischen Prosobranchier mit freier Larve vom Trochophorotyp, der sich zum Veliger umformt (Abb. 13).

Wie in unserer Grundform entsteht auch bei archaischen Formen mit trochophoraähnlichen Frühstadien der Radulasack sehr früh, bei *Patella* im Alter von 48 Stunden, noch vor der Torsion (SMITH, 1937), ebenso bei *Paludina*. Bei *Haliotis* formt sich die Anlage in der ersten Phase der Torsion bereits in der 40. Stunde nach Befruchtung. In der viel langsameren Entwicklung des Landprosobranchiers *Pomatias* wird ein entsprechendes Stadium erst etwa dreieinhalb Wochen nach der Ablage der Laichkapsel erreicht (CREEK, 1951). Die Frage, wie eine paarige Anlage der Radula zu beurteilen sei, liegt ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit (s. RIEDL, 1960).



Bei Prosobranchiern mit obligatorischen extraembryonalen Aufbaustoffen, ob Eiweiss, Nähreier oder beides, wird die Entwicklung des Darmsystemes sehr stark abgeändert. Für viele Wochen sind in manchen Fällen die zusätzlichen Nährstoffe die

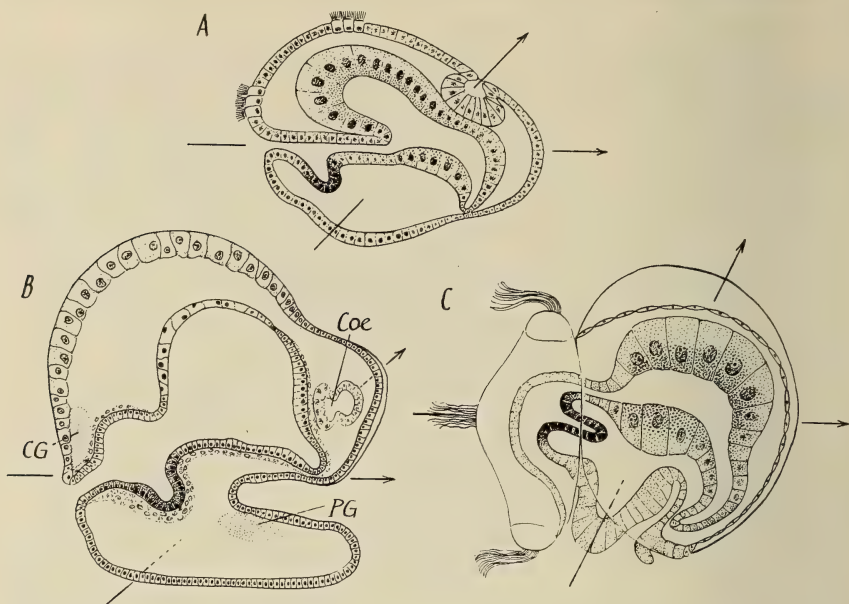


ABB. 13

Prosobranchiaveliger ohne Nähreierphase (schematisch).

Horizontaler Pfeil: Protostomierachse

Schräger Pfeil: Molluskenachse

A Grundtyp (in Anlehnung an O. HESS, 1962).

B Landform (*Pomatias*, nach CREEK, 1951).

C Freier Veliger (*Patella*, nach SMITH, 1935).

Alle drei Typen mit früher Radula-Anlage.

einzigem ausser dem vom Medium gelieferten Wasser und Sauerstoff. Dieser Entwicklungsgang, dessen Sonderart bisher wenig beachtet wird, ist gekennzeichnet durch Auf- und Umbau besonderer Organe, sowie durch auffällige Heterochronien gegenüber der normalen Organogenese. Unser Augenmerk galt in der vorliegenden Studie einigen dieser Phänomene, dem Vorderdarm, dem Schicksal der dotterhaltigen Macromeren und einer Besonderheit des Enddarms. Die in Laichkapseln verborgene Ontogenese ist eine ebenso

intensive transitorische Phase, eine echte Larvenzeit, wie die Periode des freien Veligers.

Bereits das larvale Ectoderm dieser cryptischen Veliger weist Varianten der Struktur und Leistung auf, die mit den Lebensbedingungen in der Kapsel zusammenhängen. Von diesen sind lediglich die exkretorischen Funktionen — auch sie ungenügend — untersucht (PORTMANN, 1930).

Die transitorischen Aufgaben des Ectoderms im Vorderdarm sind besonders umfangreich. Das Stomodaeum leistet durch Ausstülpung, Umhüllung und Kontraktion während längerer Zeit die Aufnahme der bei manchen Arten völlig intakten grossen Nähreier. In dieser Phase ist die Funktion des larvalen Mundes sehr wichtig; die Radulabildung wird zuerst völlig sistiert und später erst als langsamer Prozess eingeleitet. Aber mehr noch: die transitorische Bewältigung der Nähreier verunmöglicht die Bildung der gerade für diese Prosobranchier kennzeichnenden Mundausrüstung, die Bildung des Rüssels mit der neuen Mundöffnung sowie einer besonderen Rüsseltasche mit dem Rhynchostoma.

Die Ausformung des Vorderpols erfordert Wochen, während deren keine Nahrung von aussen aufgenommen werden kann. Die Zeit für den späten Ausbau der Mundwerkzeuge wird durch die gespeicherte Nährmasse im Mitteldarm gesichert. Die Ausbildung des definitiven Ernährungssystems fordert als letzten Akt die Differenzierung der Mitteldarmdrüse und des Magens — beides geschieht in der Zeit, da die Nähreier verbraucht werden und auch der definitive Vorderdarm ausgebildet wird.

Die Bildung der Enddarmblase von *Buccinum* zeigt, dass auch der Enddarm in diese Prozesse des Um- und Aufbaus einbezogen ist.

Die Studien von RAVEN und seinen Mitarbeitern (1960) haben den Gegensatz von larvalen und „imaginalen“ Zellen bei Gastropodenkeimen aufgezeigt. DE LARAMBERGUE hat neuerdings den Umfang der Metamorphoseprozesse bei Schnecken hervorgehoben (1957). Wir hoffen, dass die Phänomene, die wir in dieser Studie ins Licht rücken, gleichfalls dazu beitragen, das strukturelle wie das zeitliche Ausmass der larvalen Phase und der Metamorphose bei Prosobranchiern zu bezeugen. Die vergleichende Analyse erhält durch diese Problemstellungen eine Reihe neuer Aufgaben.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Metamorphose von Prosobranchiern, die als junge Veliger viele Nähreier aufnehmen, ist gegenüber dem Grundtypus stark verändert und verzögert. Die Entwicklung der Radula ist in die zweite Hälfte der Entwicklungszeit verlegt. Die dotterhaltigen Macromeren werden in ihrer Umwandlung zu Darmzellen arretiert, ihr Dotter bleibt lange Zeit unverdaut; die Macromeren sind in späten Phasen noch erhalten. Der Enddarm formt bei *Buccinum* eine rein larvale Blase, als Ort der Verdauung des Nährdotters ohne sekretorische Aktivität des Enddarmepithels. Die Dotterverdauung erfolgt wahrscheinlich durch Fermente des Mitteldarms. Die Nähreiermasse ermöglicht in der späten Metamorphose eine Periode ohne Nahrungsaufnahme, die den Umbau des Vorderdarms zum starken Rüsselapparat sichert.

## RÉSUMÉ

La métamorphose des Prosobranches qui accumulent une grande masse d'œufs nourriciers, se distingue nettement du type primitif. Le développement de la poche radulaire est retardé; il se fait dans la seconde moitié de la période larvaire. Les macromères sont bloquées dans leur transformation en cellules intestinales. Dans une phase avancée de la métamorphose ces macromères sont encore visibles. Chez *Buccinum* l'intestin forme une vésicule transitoire, purement larvaire, lieu de digestion des plaquettes vitellines. L'épithélium de la vésicule ne montre pas d'activité glandulaire. La digestion se fait probablement par des ferments fournis par l'intestin moyen. La masse des œufs nourriciers constitue une réserve qui permet un stade sans alimentation extérieure, une condition pour la métamorphose finale du stomodéum en une trompe retractile puissante.

## SUMMARY

The metamorphosis of the Prosobranchs with food eggs for the embryos is complicated and delayed compared with the primitive type. The development of the radula begins in the second half of

the larval period. The transformation of the macromeres into midgut-cells is arrested, the digestion of their vitelline platelets is postponed. In *Buccinum* the midgut produces a special vesicle where the vitellus is digested. The epithelium of this vesicle shows no secretion; the enzymes for the digestion of the vitelline substances must come from the midgut. The accumulation of a huge mass of food eggs in the larval gut provides a source of nourishment without any intake from outside and assures thus the non-functional period for the stomodeum necessary for the transformation of the pharynx in a complicate retractile proboscis.

## ABKÜRZUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN

BG	Buccalganglion	Mm	Macromere
CG	Cerebralganglion	N	Niere
Coe	Coelomkomplex	NE	Nährei
Ed	Enddarm	Oe	Oesophag
EdB	Enddarmblase	Op	Operkel
F	Fuss	PG	Pedalganglion
FD	Fussdrüse	Ph	Pharynx
H	Herzanlage	R	Radula
Hyp	Hypobranchialdrüse	S	Schale
KZ	Kristallzellen	Stc	Statocyste
LH	Larvenherz	Sto	Stomodaeum
LN	Larvennieren	Vd	Vorderdarm
Md	Mitteldarm	Ve	Velum

## LITERATURVERZEICHNIS

- BOBRETZKY, N. W. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden*. Arch. f. Mikr. Anat. XII.
- CREEK, G. A. 1951. *The reproductive system and embryology of the snail Pomatias elegans (Müller)*. Proceed. Zoological Society London, Vol. 121, Part III, 599-640.
- FRANC, A. 1943. *Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens*. Thèses Faculté des Sciences, Alger, 1-158.
- HESS, O. 1962. *Entwicklungsphysiologie der Mollusken*. Fortschritte der Zoologie, Bd. 14, 130-163.
- HOFFMANN, R. W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus*. Z. wiss. Zool. 72, p. 657.
- LARAMBERGUE, M. de, 1957. *Quelques aspects de la Métamorphose chez les Gastéropodes*. Actes Société Linnéenne Bordeaux, T. XCVII, 1-11.



- PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nöhreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura*. Zeits. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, V. 3.
- 1930. *Die Larvennieren von Buccinum undatum (L.)*. Zeits. f. Zell. u. Mikr. Anat., V. 10.
- 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Thun, 387-389.
- 1955. *La Métamorphose «abritée» de Fusus (Gast. Prosobr.)*. Revue suisse de Zool., T. 62, Fasc. suppl., 236-252.
- 1960. *Généralités sur les Mollusques*. In: Grassé, P.-P.: *Traité de Zoologie*, Vol. V, Fasc. 2, Paris.
- RAVEN, C. P. 1958. *Morphogenesis: The Analysis of Molluscan Development*. London/New York.
- RIEDL, R. 1960. *Beiträge zur Kenntnis der Rhodope veranii, Teil II, Entwicklung*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 163, H. 3/4, 238-316.
- SIMROTH, H. 1892-1909. *Mollusca*. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III.
- SMITH, F. G. W. 1935. *The Development of Patella vulgata*. Philosophical Transactions Royal Soc. London, Ser. B, Vol. 225, 95-125.
-

# The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of *Triturus (Diemyctilus) Viridescens*<sup>1</sup>

by

**Oscar E. SCHOTTÉ and Anne DROIN**

Department of Biology, Amherst College  
Amherst, Mass., U.S.A.

With 7 figures

*A la mémoire de notre Maître, Emile Guyénot, ce modeste travail est dédié en témoignage de gratitude et d'admiration.*

*Tant au début qu'à la fin de sa carrière, il a guidé nos premiers pas dans la recherche scientifique et nous a entraînés dans le monde merveilleux de la régénération. Par ses qualités de chercheur, sa vision précise du but à atteindre, sa méthode rigoureuse, il a été un exemple qui nous inspire continuellement et pour lequel notre reconnaissance est infinie.*

## INTRODUCTION

There are many instances of ontogenetic evolution of endocrine activities, to which WILLIER (1955) has so forcefully attracted attention. A striking illustration of gradual emergence of specific functions closely associated with visible ontogenetic manifestations are the successive phases in the metamorphic transformations of amphibia. Amphibian metamorphosis is clearly hormonally con-

---

<sup>1</sup> Supported by National Institutes of Health Grant: HD 01230.

trolled (see general articles by ALLEN, 1938 and ETKIN, 1955) and the early and overwhelming influence of the pituitary in anuran metamorphosis became a fact ever since ALLEN (1916) and SMITH (1916) had demonstrated that extirpation of pituitary rudiments in frog embryos permitted the preservation of a larval status in maintaining these animals "indefinitely" at the tadpole stage.

The similar experiments by BLOUNT (1932 and 1935) have confirmed the above results for urodele and SCHOTTÉ (1926b) has succeeded in suppressing metamorphosis in young larvae of *Triturus* for up to 22 months after hypophysectomy. But it is only recently that the more complex aspects of metamorphosis in urodele—such as the water drive in the Eastern American newt—have been approached and we owe to REINKE & CHADWICK (1939), CHADWICK (1940a, 1940b) and especially to GRANT & GRANT (1956, 1958) and GRANT (1961) convincing experimental evidence. From all these researches the salient fact of the overwhelming role of the pituitary in the morphological and physiological transformations during the newt's ontogeny becomes manifest.

The importance of the pituitary's role in metamorphosis parallels that of the relevance of the pituitary in regeneration, as has been pointed out repeatedly in the past and more recently by SCHOTTÉ (1961). It is indeed a fact that the gradual extinction of regenerative processes in limbs of anuran tadpoles is quasi epiphenomenal with the latter's metamorphosis. Equally impressive is the considerable decrescence in regenerative powers after metamorphosis of earth salamanders (*Salamandra* and *Amblystoma*) and the not inconsiderable lessening in the rates of regenerative processes after metamorphosis even in newts.

The congruency of pituitary action in urodele ontogenetic development with its role in regenerative processes becomes particularly striking when one considers the remarkable fact that before metamorphosis *Triturus* larvae regenerate their limbs in absence of the pituitary while the adult newt requires the presence of that gland for regeneration, inasmuch as after hypophysectomy amputated limbs of the latter do not regenerate (SCHOTTÉ, 1926a)<sup>1</sup>. This diametrically opposite dependence of one process toward one

---

<sup>1</sup> In addition to the preliminary experiments of Schotté 1926, an extensive series of experiments on the influence of hormones in larvae of urodele have been performed at this laboratory (Richmond Mayo-Smith, 1946 Honors

and the same factor suggests two possible explanations: either the cellular nature of the larval limbs might have undergone at metamorphosis peculiar changes which radically modify the hormonal exigencies of these organs for regeneration, or one could hypothesize that the nature of the hormonal factor, namely the pituitary, has been substantially transformed. It is indeed enticing to speculate that during the decisive phases in the ontogenetic evolution of a gill-bearing water larva over a transitional land phase and finally to a completely adapted water newt, the pituitary undergoes a parallel metamorphosis on its own. Support for the more likely second interpretation comes from cytological studies by ATWELL (1921), COPELAND (1943), DENT (1961), KENT (1945) and PASTEELS (1957) which all concur in showing that the cytological constituents of the anterior pituitary change in complexity during metamorphosis. If the changed ecological conditions are actually associated with the cytological alterations a parallel transformation in functionality of the pituitary during metamorphosis suggests itself.

The above mentioned researches had shown that the interdependence patterns between pituitary and regeneration change abruptly from larvae to adults, but nothing is known of the role of the pituitary upon regenerative processes during metamorphosis. The morphologically and particularly ecologically distinct stages of metamorphosis occurring in the Eastern American newt, *Triturus* (*Diemyctilus*) *viridescens* offer an uniquely suitable opportunity for an investigation to determine whether the morphologically discrete metamorphic stages of *Triturus* (the two "eft" forms we are describing) exhibit during the prolonged metamorphosis of the American newt a parallel ontogenetic physiogenesis in their pituitaries. By appropriate methods—hypophysectomy—changes in the pituitary's role as a hormonal determinant in limb regeneration of the metamorphic stages have been investigated. Moreover, in order to establish the nature of ontogenetic evolution of the eft's pituitaries appropriate transplantations between individuals of

---

Thesis, Amherst College; Betty Bruening, 1958 M. A. Thesis, Amherst College). Some of the latter experiments were reported in Schotté 1961. In addition a new experimental research on the competence of the larval pituitary and its role in the regeneration of limbs in larvae and in adult urodele (Schotté, Bruening and Droin) is in the process of publication.



different ontogenetic ages permitted to assay the competence of metamorphic pituitaries as regulators of regenerative processes in general.

## MATERIALS AND METHODS

All the experiments were performed upon postmetamorphic and upon adult *Triturus (Diemyctilus) viridescens* from Western Massachusetts.

The *Brown efts* (Fig. 1, hors texte) were all laboratory metamorphosed specimens which were caught as late gill-bearing swimming larvae from local ponds and which metamorphosed within a week or two after capture. They measured at the time of their first metamorphosis from 32 to 40 mm and they stayed with their typical "brown" pigmentation for a minimum of several weeks, but not longer than two months. They are difficult to feed in captivity and are not very resistant to trauma, hence their mortality after hypophysectomy was very high (up to 75% of the cases died within a few days after the operation).

The *Red efts* (Fig. 2, hors texte) are easily secured after a rain in woods adjacent to ponds and they varied in sizes from 40 to 75 mm when captured. They are much sturdier and resistant to trauma than the younger brown efts. When collected and operated upon only their sizes gave any indication as to whether they were in the second or in the third year after their first metamorphosis.

---

FIG. 1

Color photograph of the "Brown" eft stage after the first metamorphosis of *Triturus (Diemyctilus) viridescens*. This specimen was caught at the stage of a late swimming larva on July 26th in a pond of Western Massachusetts and it measured 41 mm when it left the water ten days later. The gills have completely regressed and the coloration of the integument at this stage is distinctly olive-brown in contrast to the lighter and greener color of the adult water form. The bilaterally situated but not necessarily symmetrical orange-purple spots of the adult are present, but they are of a much lighter (yellowish) hue. Noticeable is the round tail following loss of the tail fins. (Normal size).

FIG. 2

Color photograph of a "Red" eft, the second terrestrial premetamorphic stage of *Triturus viridescens*, aged at least one year after its first metamorphosis. This specimen measured 48 mm and it was selected at random among a group of red efts measuring from 42 to 67 mm (average 61 mm), captured in nature on July 12, 1963. Notice the distinctly red-orange color of the skin and the presence of the much brighter "adult" orange-purple pigment spots.



FIG. 1



FIG. 2



The *hypophysectomies* in both types of eft and in adult newts were routinely performed by the usual method through the sphenoid of the mouth. When indicated, freshly extracted pituitaries were implanted either orthotopically within the sella turcica or heterotopically within the well vascularized subdermal tissues of the lower jaw. No difficulties were encountered in regard to survival and subsequent recovery of the transplanted hypophyses from efts into adult newts.

In view of the special nature of this research centering around the functionality of transplanted eft pituitaries into adults two prerequisites were required to ascertain the validity of the data: Firstly, it was necessary to verify that no remnants of supposedly completely extirpated hypophyses of adult newts were influencing results (a condition which might lead to erroneous interpretations, as shown by HALL and SCHOTTÉ 1951); for that reason, whenever adult hypophysectomized newts were involved, their cranial cavity was carefully examined on serial sections and searched for remnants possibly resulting from faulty surgery. Secondly, whenever positive as against negative results were obtained from transplanted pituitaries from the two types of efts under investigation it was imperative to establish by adequate histological investigation whether the transplanted tissues had remained functional *ex situ*. When, for instance, a pituitary from a particular type of eft was shown not to be competent to replace the missing adenohypophysis of an adult this result was accepted only after ascertaining that the transplanted eft's gland was actually surviving within its new host, that it was well vascularized and that its cellular constituents had maintained a cytological aspect compatible with functionality<sup>1</sup>.

## EXPERIMENTAL

Two distinct series of operations with separate purposes in mind were performed: In a first series brown and red efts were hypophysectomized and their forelimbs amputated to ascertain

---

<sup>1</sup> The scope of this research does not include detailed observations in regard to general biological effects of the transplantations of pituitaries from both brown and from red efts upon hypophysectomized adult newts. Suffice it to state that they survived well within the tissues of the adult and that they remained functional *ex situ* for well over a month.



whether, in respect to hormonal requirements for regeneration, the pituitaries of these two postmetamorphic efts functioned according to the larval or to the adult urodele type. In a second series of operations the competence for regulating adult regeneration of the pituitaries from these two eft types was tested by transplanting them into hypophysectomized and amputated adult newts.

#### FORELIMB REGENERATION IN HYPOPHYSECTOMIZED BROWN AND IN RED EFTS

1. *Brown eft regeneration after hypophysectomy.* A total of 51 individuals obtained as described above were hypophysectomized within the first week after leaving the water. Of these only 15 cases survived long enough for adequate study. (Series A, necessary data and results on Table 1, figures 1 and 3 with detailed information.)

The data show that regeneration of the forelimbs was observed in every one of the surviving cases; furthermore, its normalcy and extent depended upon the amputation age of the eft's forelimbs rather than upon the histologically verified absence (13 cases) or upon partial presence of the brown efts' pituitaries (2 cases). Evidence to the behavior of the former group is given in figure 3, a microphotograph from a forelimb of a freshly metamorphosed brown eft with histologically verified total hypophysectomy. It is essential to state that the two efts in which remnants of an incompletely extirpated pituitary were found within the sella turcica did not regenerate any better or any faster than the other thirteen cases. Presence or absence of the pituitary simply does not make any difference in regeneration, a fact which was amply confirmed from numerous control and other experiments performed upon brown efts at this laboratory.

This shows that after loss of gills and the acquisition of many other morphological and physiological features following the first metamorphosis the brown land efts of *Triturus* regenerate their limbs in a manner similar to the one prevailing in larvae of urodele (SCHOTTÉ 1926a, 1961)—that is in absence of their pituitaries.

2. *Forelimb regeneration in hypophysectomized Red efts.* All individuals were caught at random in nature, therefore of indeterminate age. However, since their capture coincided with that of advanced but still gill-bearing larvae which were the source of the



FIG. 3

Photomicrograph of section from left forelimb of case HE<sub>29</sub>, a freshly metamorphosed hypophysectomized brown eft. The limb was fixed 24 days after hypophysectomy, 22 days after amputation. The quasi larval nature of this limb is recognizable by the aspects of the epidermis and the dermal structures, the thinness of muscle bundles and the still cartilaginous nature of the long forearm bones, both exhibiting only tenuous laminae of a periosteal bone collar. Distad to the amputation area, marked by the cut surfaces of radius and ulna, full regeneration is in progress. Comparison with limbs from un-operated eft controls of the same amputation age suggests that, in the early brown eft stage, normal regenerative processes are not affected by the removal of the hypophysis. (X 120).

“brown” efts of the previous series it is clear that they had metamorphosed during the previous year. The smallest red efts used (over 40 mm) were therefore at least one year old. The larger ones (those measuring over 60 mm in length) must have lived on land for over two or perhaps even three years. In addition, many of the efts of this series were operated only after an additional sojourn of several months at the laboratory, without however undergoing their second metamorphosis. (Series B, Table 1, second horizontal row, also figures 2 and 4; a comparison of figures 3 and 4 is instructive.)

TABLE 1

*Effects of hypophysectomies upon forelimb at two stages of efts: Series A. Brown efts, laboratory metamorphosed, and measuring from 34 to 39 mm. Series B. Older, Red efts, captured in nature and measuring from 45 to 57 mm. (Cases marked with \* indicate conditions rendering histological verifications impossible.)*

Number of Cases	Amputation Age at Fixation (Days)	RESULTS FROM HISTOLOGICAL EXAMINATION			
		Limb Regeneration		Pituitary Remnants	
		Present	Absent	Present	Absent
SERIES A. REGENERATION IN HYPOPHYSECTOMIZED BROWN EFTS					
2	14	2	—	—	2
2	15	2	—	—	2
2	17	2	—	—	2
2	20	2	—	—	2
7	22	7	—	2	5
—	—	—	—	—	—
15	—	15	—	2	13
SERIES B. REGENERATION IN HYPOPHYSECTOMIZED RED EFTS					
2	14	—	2	—	2
2	16	—	2	—	2
3	18	—	3	—	3
1	19	—	1	—	1
2	20	—	2	—	2
5	21	1	4	1	4
1	22	—	1	—	1
3	24	3	—	1 (2 *)	—
—	—	—	—	—	—
19	—	4	15	4	15

The results from nineteen usable survivors of this group (Series B, Table 1) show that no regeneration occurred in fifteen of the nineteen cases studied. The section of a forelimb from such a red eft represented on figure 4 (Case EHC<sub>18</sub>, similar to the other fourteen cases), exhibits a pattern of histological features characteristic for nonregeneration, such as obtained from limbs of adult hypophysectomized newts, fully described by HALL and SCHOTTÉ, 1951. (Compare also with figure 5.)

The remaining four cases, although not exhibiting upon gross examination any visible regeneration, showed, on slides, numerous blastematous cells. In no case, however, did this accumulation of



dedifferentiated cells develop into the familiar aspect of a normal blastema. For two cases this aberrant behavior was explained by pituitary remnants found within the cranial cavity, thus obviously resulting from incomplete hypophysectomies. In the other two

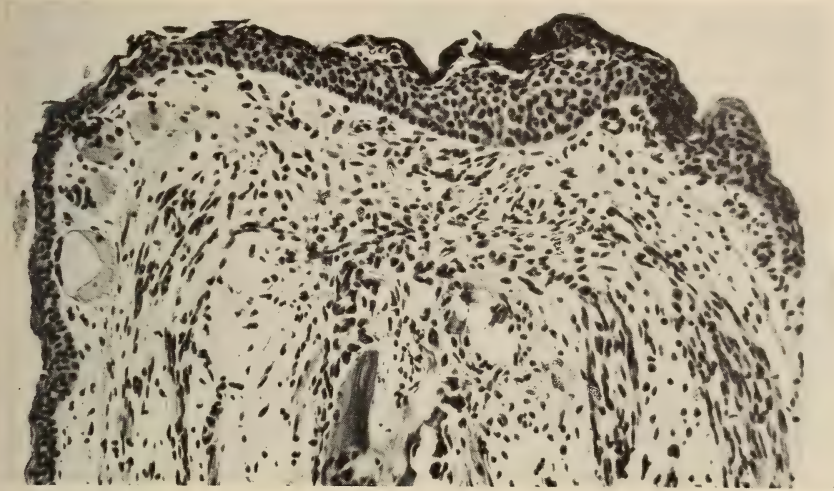


FIG. 4

Photomicrograph of the left forelimb of an hypophysectomized red eft. (Case EHC<sub>18</sub> amputated through the radio-ulna and fixed at 21 days amputation age.) The shredded aspect of the outer layers of the epithelium is similar to the one observed and described in hypophysectomized adult *Triturus*. The limits of the amputation surface are indicated by the dermal and subdermal tissues and by the presence of skin glands characteristic for normal skin. The wound epidermis is typical, because of its apical cap, for regenerating limbs, if it were not for a precocious infiltration of dermal elements. There are indications of some dedifferentiative activities within the distal ends of the cut muscle fibers, within the periosteum and around the shattered bones. The lack of any sizeable accumulation of blastematosus elements, however, combined with the presence of adult fibroblasts adjacent to the wound epidermis are typical for a nonregenerating limb. (X 120).

cases, however, such remnants were not detectable because of an unfortunate mishaps in histological procedures. In view of the cumulative evidence gained at this laboratory it can safely be deduced that the abortive regeneration obtained in these two latter somewhat mangled cases can safely be attributed to some post-operative pituitary debris surviving within the brain cavity.

The experiments of Series A and B thus provide indisputable evidence that, in the ontogeny of the efts of *Triturus*, two phases



in the physiogenesis of pituitary action upon regeneration are detectable: (a) immediately after metamorphosis and for sometime later in the *brown eft* stage regenerative processes do occur in absence of the pituitary: (b) in the *red eft*, on the contrary, the presence of the hypophysis becomes just as mandatory for regeneration as it is in the case of adult newts.

Whether the pituitaries of these two distinct ontogenetic stages of the efts are sufficiently evolved to substitute for the adeno-hypophysis of an adult newt cannot be safely predicted. The following experiments were designed to test the competence of the brown and the red eft's pituitaries to act as hormonal determinants for regeneration.

#### REGENERATIVE PATTERNS IN FORELIMBS OF HYPOPHYSECTOMIZED ADULT NEWTS AFTER IMPLANTATION OF PITUITARIES FROM BROWN AND FROM RED EFTS

In the following experiments the host adult water newts were routinely hypophysectomized by one of us, while the other co-author removed a pituitary from a brown or from a red eft. Without any further delay the freshly extracted eft pituitaries were implanted into the adult host either orthotopically or heterotopically, as will be specified below. The amputation of one forelimb (through mid-humerus) of the graft bearing hypophysectomized newt followed two days later.

1. *Effects of substitution of the adult newt's adenohypophysis by a brown eft's pituitary.* The efts serving as pituitary donors came from individuals having undergone their first metamorphosis at the laboratory not more than a week or ten days before. In this series the pituitaries were implanted orthotopically, into the sella turcica of the newt.

The data dealing with the sizes of the donor efts, with observations in regard to the newt's limb regeneration, with the survival of the transplants and finally with the search on slides of the newt's brain cavities in regard to possible pituitary remnants are given in Table 2 (Series C). In one case only did the histological examination fail to reveal any trace of the transplanted eft's pituitary, the other twelve newts exhibiting transplants in excellent condition.

In regard to regeneration, one limb only among the thirteen examined showed regeneration and this limb belonged to a newt in which, on sections, there were present identifiable remnants of its

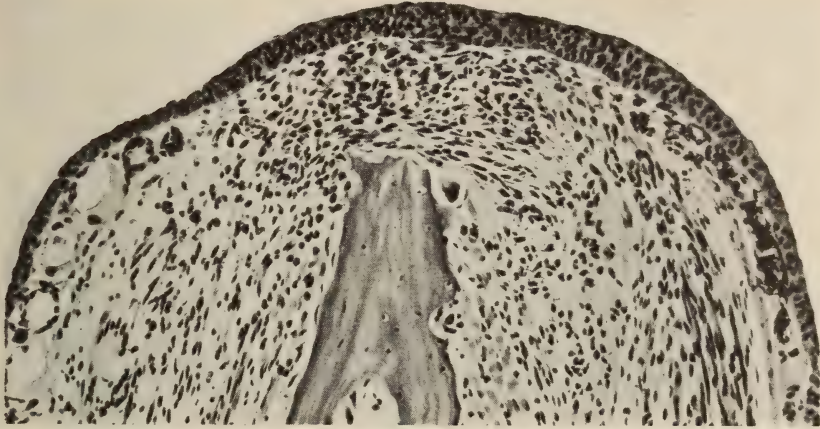


FIG. 5

Photomicrograph of a section of the left limb of an adult *Triturus* (Case EHTA<sub>23</sub> having received a pituitary transplant from a freshly metamorphosed brown eft and fixed at 21 days amputation age.) The limits of the amputation area are discernible at the left ventral side by presence of the skin glands and, at the right dorsal side, by layers of chromatophores. The amputation surface is shown to be reduced to about one third of the width of the limb, the constriction being supported by the inward orientation of tendons, muscle fibers and fibroblastic bundles, all converging from the lateral aspect to the center of the amputation area. In that central area however the epidermis does not exhibit the typical aspects of an apical cap invariably found in a regenerating limb. Beneath the wound epidermis there are dermal elements amidst which a disarray of blastematos cells may be observed, small in number and intersperced with differentiated fibroblastic elements. Also, the ground substance presents, on slides, the heterochromatic aspect of an adult loose connective tissue, not the smooth uniformity one encounters in a blastema. Finally, the cap-like mass of fibroblasts athwart the tip of the radius (in addition to negligible dedifferentiative activity observable only within the periosteum of this bone) are further contributory observations supporting the diagnosis of a type of wound healing which renders further regenerative processes impossible. (X 120).

own adenohypophysis. The limbs of the other twelve newts, in spite of the presence, except in one case, of surviving brown eft pituitary transplants, exhibited the patterns of nonregeneration characteristic for limbs of properly hypophysectomized newts.

The inefficacy of a brown eft's pituitary to act as a replacement for the adult newt's adenohypophysis is demonstrated by a section of a limb (Case EHTA<sub>23</sub>, fig. 5) randomly selected among twelve entirely similar cases of this series C.

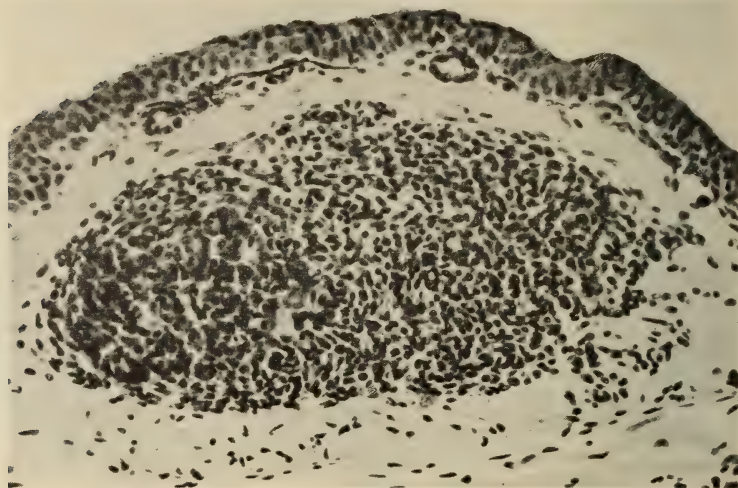


FIG. 6

Photomicrograph of section from jaw of adult *Triturus* (Case EHTJ<sub>13</sub>) with a pituitary from a red eft 27 days after transplantation. The aspect of nuclei of the transplant is healthy and examination with the highest objectives does not reveal any nuclear deterioration. The likelihood of functionality of the eft's hypophysis heterotopically transplanted is indicated by its cytological aspect and by its ample vascularization, numerous capillaries being filled with erythrocytes. (X 170).

2. *Effects upon forelimb regeneration of transplanted red eft pituitaries in hypophysectomized adult Triturus.* In 51 cases pituitaries from red efts of the second or third year terrestrial phase were implanted, immediately following the adult newt's hypophysectomies: (a) either orthotopically into the sella turcica (34 cases) or (b) heterotopically into a skin pocket of the well vascularized lower jaw of freshly hypophysectomized newts (17 cases).

The results from these operations, summarized for Series D in Table 2 show that, *in regard to the success of the hypophysectomies and the transplantations* (a) the removal of the newt's adenohypophysis was faulty in two cases only; (b) that in the remaining



49 cases, in verified absence of any adult adenohypophysis, the transplanted red eft pituitaries were histologically recovered in the form of diagnostically suitable cellular masses within the tissues of adult hosts, no matter how long the experiment. The modus



FIG. 7

Photomicrograph of left forelimb (fixed at 27 days amputation age) from an hypophysectomized adult newt (Case EHTJ<sub>13</sub>) with second year red eft pituitary heterotopically transplanted into its lower jaw (see fig. 6). The demarcation between old limb tissues and regenerate is indicated by the presence of skin glands on either side of the limb and by the thick epidermal cap within the regenerating area. There is no dermal lining along the entire protruding cone-shaped formation and extensive mitotic activity within the epidermis is conspicuous on sections. The entire regeneration cone is densely populated with blastemata cells and cephalad to the cut bone there are indications of the onset of morphogenetic processes; this constitutes an aspect of regeneration typical and normal for this amputation age. (X 75).

operandi in substituting the red eft's pituitaries for those of the adults makes no difference in the histological aspects of the former which appear the same, independently of their implantation site.

In fig. 6 a photomicrograph from a red eft's pituitary, fixed twenty-seven days after its implantation to the lower jaw is represented for Case EHTJ<sub>13</sub>, (the same newt from which a section of its limb is shown on fig. 7). The vascular supply around and within



the transplant (ascertained by presence of numerous host capillaries filled with erythrocytes) and the healthy aspect of the transplants nuclei provide suggestive evidence for the functionality of the eft's pituitary under these heterotopic conditions.

TABLE 2

*Effects of pituitary transplantations from freshly metamorphosed brown efts (Series C) and from the older terrestrial red efts (Series D) upon limb regeneration of hypophysectomized adult Triturus. The eft pituitaries were implanted either orthotopically into the cranial sella turcica or heterotopically into the lower jaw of the adult hosts. Limb regeneration was ascertained by histological examination of every limb; histological scrutiny also permits diagnostic appraisal of survival and functionality of the transplanted eft's pituitary. (Cases with asterisk \* refer to positive findings of the adult host's own pituitary; bracketed cases without asterisk refer to cases where no eft pituitary was found.)*

		HISTOLOGICAL FINDINGS AND VERIFICATIONS				
		Number of Newts	Amput. Age at Fixation	Limb Regeneration		Status of Transplant
				Reg. Pres.	Reg. Abs.	
Series C	Pituitaries from young postmetamorphic brown efts (29-35 mm) implanted into adult newts.	1	15 days	—	1	1 good
		3	18 days	—	2 (1)	2 (one missing)
		4	19 days	—	4	4 good
		5	21 days	1 *	4	5 good
	Totals	13		1	12	12 (1) good
Series D	Pituitaries from second year red efts (40-64 mm) implanted into adult newts.	4	17-20 days	4	—	4 good
		25	21 days	23 (2*)	—	23 (2*) good
		22	24-34 days	22	—	22 good
	Totals	51		49 + (2*)	—	51 good

*In regard to regeneration of limbs:* (a) the two cases (among 51) of positive regeneration coinciding with histologically detectable remnants of the hosts adenohypophysis must be discarded on grounds of faulty surgery; (b) in the remaining 49/51 cases regeneration was observed in every limb. This result cannot be attributed

to faulty surgery, since the sella turcica was found devoid of pituitary remnants and under those conditions countless experimentation has proven that adult newts do not regenerate their limbs when hypophysectomized. Regeneration then, in the forty-nine cases, in which at the end of the experiment, the transplants were recovered in situ and ex situ, can be attributed only to the red eft pituitaries found within the hypophysectomized newts.

Among these numerous cases a section from the limb of the above mentioned newt EHTJ<sub>13</sub> has been selected for illustration, (fig. 7) because it provides especially convincing evidence: it has regenerated in a newt, the sella turcica of which was clearly devoid of suspicious adult pituitary tissue remnants; in addition, the survival and probable functionality of the eft's pituitary placed into the jaw of the adult newt (fig. 6) is suggested by its cytological appearance maintained for as late as 27 days after heterotopic transplantation.

These two preceding series have produced distinctly opposite results: (1) Pituitaries from brown efts transplanted into a hypophysectomized newt do not substitute for the adult's missing adeno-hypophysis, since limbs from such newts do not regenerate. (2) In striking contrast to the above, transplanted red eft pituitaries exhibit full competence to substitute for the newt's missing adeno-hypophysis: in every case in which the two prerequisites of the experiment, namely faultless removal of an adult adeno-hypophysis and survival of an orthotopically or heterotopically transplanted red eft pituitary were satisfied normal regeneration ensued.

## SUMMARY AND CONCLUSIONS

The remarkable double metamorphosis which occurs in *Triturus viridescens* during the change from a gill-bearing water larva over two land stages to the final adult water form has been previously proven to be involved with this animal's pituitary. That the morphological and cytological changes of metamorphosis are not exclusively determined by the pituitary is surely a fact (Kollros 1961), but this research has shown that in *T. viridescens* the dramatic hormonal involvements of metamorphosis are reflected also in the processes of regeneration.

For these reasons, the question posed in the introduction as to whether after the first metamorphosis, the pituitary of the two successive eft forms would, in respect to regeneration, behave as does a pituitary in larval urodele was legitimate. The answer to that question could, however, be expected only from ad hoc experiments, since it was just as logical to assume that metamorphosis meant an ontogenetically parallel transformation of the larval pituitary into an adult type adenohypophysis, fully incorporated within the pituitary-adrenal system of the final water form. To these alternative solutions the foregoing experiments have provided nonequivocal answers.

The relative saliency of the problem permitted the use of some unsophisticated methods, entirely analogous to those used in the past, namely removal of the gland to be tested and examination of the effect of its removal upon regeneration. Another time-honored method consisted in the transplantation of the gland of still uncertain function to another animal after extirpation, prior to the transplantation, of the gland with already known function. The results from the application of these two simple methods were clear, but the burden of the research consisted in tedious and time consuming verifications without which the results were devoid of any demonstrative value. The following statements and conclusions seem to be amply supported by the new evidence obtained.

1. After completion of the first metamorphosis the pituitary of the first terrestrial form—the brown eft, does not influence the course of regeneration: *amputated limbs in hypophysectomized brown efts regenerate as do unoperated brown efts with their pituitaries intact.*

2. The orthotopic transplantation of pituitaries from brown efts into properly hypophysectomized adult newts does not modify the course of regenerative events, since hypophysectomized adult newts with surviving brown eft transplants do not regenerate their limbs.

3. It follows that *the pituitary of brown land efts is entirely analogous to a larval urodele pituitary*: as hormonal determinants of regenerative processes, both larval and brown eft pituitaries are incompetent.

4. Before completion of the final metamorphosis the pituitary of the second terrestrial phase—the red eft deeply influences the



course of regeneration, since faultlessly hypophysectomized red efts do not regenerate their limbs.

5. When transplanted orthotopically or heterotopically into properly hypophysectomized adult newts, red eft pituitaries are capable of functional survival and they are fully competent to substitute for the missing adenohypophysis, inasmuch as adult newts regenerate normally when red eft pituitary transplants are used.

6. It is concluded that *the pituitary of a red eft is at an ontogenetic stage analogous to that of an adult newt; it is, at least in regard to its role in regeneration, a true adenohypophysis.*

## RÉSUMÉ

Le triton de l'est des Etats-Unis présente un cycle vital particulier. A partir des œufs, pondus au printemps, se développent des larves à branchies externes qui subissent, à la fin de l'été, une première métamorphose les transformant en « efts » bruns, stade terrestre de courte durée. Après quelques semaines, la pigmentation se modifie, l'animal prend une teinte orangée, devient un « eft » rouge, également terrestre, et vit ainsi pendant plusieurs années. Ce n'est qu'après une deuxième métamorphose que le triton prend sa forme adulte définitive, vert-olive, et retourne à la vie aquatique.

De nombreuses recherches ont montré, chez les larves d'urodèles, l'incompétence de l'hypophyse, comme facteur responsable de la régénération des membres. Cette étude a pour but de déterminer si l'hypophyse des deux stades terrestres, brun et rouge, fonctionne selon le type larvaire ou adulte. Les résultats montrent que a) les pattes des efts bruns régénèrent après hypophysectomie comme le font celles des larves; les hypophyses d'efts bruns transplantées chez des tritons adultes hypophysectomisés n'influencent en aucune façon la non-régénération des animaux ainsi traités, ce qui démontre que l'eft brun possède une hypophyse de type larvaire. b) Les efts rouges, par contre, ne peuvent régénérer leurs membres après hypophysectomie. D'autre part, les pattes des tritons adultes hypophysectomisés, normalement incapables de régénérer, peuvent le faire après transplantation d'hypophyses d'efts rouges à la place



de leur propre hypophyse; celles-ci sont donc capables de remplacer totalement les hypophyses adultes. Contrairement à l'hypophyse de l'eft brun, celle de l'eft rouge a atteint, avant la deuxième métamorphose, le stade ontogénétique d'une véritable hypophyse adulte, responsable des processus régénératifs.

A l'ontogénie morphologique du triton américain (larve aquatique, deux efts terrestres différents et triton mature aquatique) correspond une évolution ontogénétique de son appareil hypophysaire en tant que déterminant hormonal de la régénération.

#### LITERATURE CITED

- ALLEN, B. M. 1916. *Extirpation experiments in Rana pipiens larvae*. Science 44: 755-757.
- 1938. *The endocrine control of amphibian metamorphosis*. Biol. Rev. 13: 1-19.
- ATWELL, W. J. 1921. *The morphogenesis of the hypophysis in the tailed amphibia*. Anat. Rec. 22: 373-390.
- BLOUNT, R. F. 1932. *Transplantation and extirpation of the pituitary rudiment and the effects upon pigmentation in the urodele embryo*. J. Exp. Zool. 63: 113-141.
- 1935. *Size relationships as influenced by pituitary rudiment implantation and extirpation in the urodele embryo*. J. Exp. Zool. 70: 131-185.
- BRUENING, B. L. 1958. *The influence of larval and adult hormones upon forelimb regeneration in urodeles*. (M. A. Thesis, Amherst College, unpublished.)
- CHADWICK, C. S. 1940a. *Induction of water drive in Triturus viridescens with anterior pituitary extract*. Proc. Soc. exp. Biol. Med. 43: 509-511.
- 1940b. *The water drive in Triturus viridescens as an effect of the growth promoting hormone of the anterior hypophysis*. J. Tenn. Acad. Sci. 15: 412.
- COPELAND, D. E. 1943. *Cytology of the pituitary gland in developing and adult Triturus viridescens*. J. Morph. 72: 379-409.
- DENT, J. N. 1961. *Seasonal and sexual variation in the pituitary gland of Triturus viridescens*. Anat. Rec. 141: 85-96.
- ETKIN, W. 1955. *Metamorphosis*. In: *Analysis of Development*, eds. B. H. Willier, P. A. Weiss and V. Hamburger. W. B. Saunders Co., Philadelphia. 631-663.
- GRANT, W. C. and J. A. GRANT, 1956. *The induction of water drive in the land stage of Triturus viridescens following hypophysectomy*. Anat. Rec. 125: 604.

- GRANT, W. C. 1958. *Water drive studies on hypophysectomized efts of *Diemyctilus viridescens*. Part I. The role of the lactogenic hormone.* Biol. Bull. 114:1-9.
- 1961. *Special aspects of the metamorphic process: second metamorphosis.* Am. Zool. 1: 163-171.
- HALL, A. B. and SCHOTTÉ, O. E. 1951. *Effects of hypophysectomies upon the initiation of regenerative processes in the limb of *Triturus viridescens*.* J. Exp. Zool. 118: 363-388.
- KENT, G. C. 1945. *Morphology of the hypophysis of *Triturus viridescens*.* J. Tenn. Acad. Sci. 20: 139-156.
- KOLLROS, J. J. 1961. *Mechanisms of amphibian metamorphosis: hormones.* Am. Zool. 1: 107-114.
- MAYO-SMITH, R. 1946. *Influence of hypophysis and of thyroid on regeneration processes in Urodela.* (Thesis, Amherst College, unpublished.)
- PASTEELS, J. 1957. *Recherches expérimentales sur le rôle de l'hypothalamus dans la différenciation cytologique de l'hypophyse chez *Pleurodeles waltii*.* Arch. Biol. 68: 65-114.
- REINKE, E. E. and CHADWICK, C. S. 1939. *Inducing land stage of *Triturus viridescens* to assume water habitat by pituitary implants.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 40: 691-693.
- SCHOTTÉ, O. E. 1926a. *Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 43: 67-72.
- 1926b. *Hypophysectomie et métamorphose des Batraciens urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 43: 95-98.
- 1961. *Systemic factors in initiation of regenerative processes in limbs of larval and adult amphibians.* In: *Synthesis of Molecular and cellular structure* (D. Rudnick ed.) The Ronald Press. New York. 161-192.
- SCHOTTÉ, O. E., BRUENING, B. L. and DROIN, A. *The incompetence of urodele larval pituitaries in limb regeneration.* (In process of publication).
- SMITH, P. E. 1916. *Experimental ablation of the hypophysis in the frog embryo.* Science 44: 280-282.
- WILLIER, B. H. 1955. *Ontogeny of endocrine correlation.* In: *Analysis of Development*, eds. B. H. Willier, P. A. Weiss and V. Hamburger. W. B. Saunders Co., Philadelphia. 574-619.
-



# Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique<sup>1</sup>

par

**Etienne WOLFF**

Institut d'embryologie expérimentale, Nogent-sur-Marne.

Avec 8 figures dans le texte

Depuis 1950, nous avons cultivé, mes collaborateurs et moi-même, de nombreux organes embryonnaires et de nombreuses tumeurs animales et humaines. Les milieux et les conditions favorables à ces cultures sont les mêmes pour les deux catégories d'explants. On est donc en droit de comparer les modalités de leur croissance. Un fait se dégage immédiatement de cette comparaison: dans les mêmes conditions de milieu, les organes embryonnaires ont toujours une croissance limitée, un grand nombre de tumeurs ont une croissance illimitée. Ce sont ces deux propriétés que nous analyserons dans cet article.

## I — LA CROISSANCE LIMITÉE DES ORGANES EMBRYONNAIRES

Contrairement à la culture de cellules (culture histiotypique ou inorganisée), la culture organotypique est toujours limitée dans le temps et dans l'espace. Rappelons sommairement les conditions de notre méthode.

---

<sup>1</sup> En hommage admiratif à la mémoire du professeur Emile Guyénot.



Le milieu est constitué d'un gel d'agar préparé dans une solution physiologique. On y incorpore de l'extrait d'embryon, parfois du sérum, dans les proportions suivantes:

Agar à 1% dans la solution de Gey . . . . .	7 volumes
Extrait d'embryon de Poulet de 8 à 10 jours . . . . .	3 volumes
Liquide de Tyrode . . . . .	0 à 3 volumes
Sérum de Cheval (ou autre) . . . . .	3 à 0 volumes
<hr/>	
TOTAL . . . . .	13 volumes

L'organe ou le fragment d'organe embryonnaire est déposé sur la surface du gel d'agar, auquel il adhère intimement. Il se nourrit par sa partie inférieure des substances nutritives contenues dans le milieu, il respire par sa partie supérieure l'air atmosphérique contenu dans le récipient de culture.

Le fait que l'organe ne respire que par sa surface extérieure empêche l'explant de dépasser un certain volume, et cette limitation est due aux conditions de l'expérience. Ainsi un tibia d'embryon de poulet, mis en culture le 8<sup>e</sup> jour de l'incubation, augmentera sa longueur de 4,45 mm à 7 mm en 7 jours; après quoi sa croissance s'arrêtera (M. KIENY, 1958). Une gonade prélevée à 7 jours croîtra en longueur et en épaisseur pendant 5 à 8 jours, effectuera pendant ce temps sa différenciation sexuelle mâle ou femelle; mais sa croissance sera définitivement arrêtée, même si l'organe peut encore survivre une à deux semaines.

Il ne faudrait cependant pas penser que l'arrêt de croissance de ces organes est dû uniquement à des échanges respiratoires déficients. Car, si l'on morcèle, dès le début de la culture, l'organe embryonnaire en petits fragments minces et transparents, chaque partie isolée n'évoluera pas plus longtemps que l'ensemble. Certains organes ou tissus minces, comme la peau, les jeunes gonades, le foie très jeune, ou creusés de cavités naturelles, comme l'intestin, le poumon, la syrinx, se prêtent à de telles expériences, sans qu'il soit nécessaire de les fragmenter. S'il s'agit d'organes plus massifs, tels le mésonephros ou le foie de 8 jours, on peut les découper en tranches fines, que l'on juxtapose ensuite sur le milieu: elles se réassemblent en une sorte de lame plate et large, moins sujette à l'asphyxie qu'un organe massif. C'est pour parer à la tendance qu'ont les explants à se ramasser en boule sur le milieu que j'ai

préconisé une modalité technique nouvelle: celle qui consiste à cultiver l'explant sur une membrane vitelline d'œuf de poule (Et. WOLFF, 1962). Une partie de la membrane est interposée entre le milieu et les explants, une autre les recouvre. Ainsi emballés, les explants ont tendance à s'étaler au maximum. Ils forment une sorte de gâteau plat qui s'accroît par ses bords.

Quelle que soit la méthode employée pour diminuer l'épaisseur des explants, on constate qu'ils croissent et survivent pendant un temps limité. La durée de survie est variable, suivant la nature des organes cultivés. Elle varie en général de 8 jours à 20 jours, exceptionnellement elle peut atteindre plus d'un mois (cas de la syrinx du canard et du poulet). La différenciation et la croissance sont de durée beaucoup plus courte. La différenciation continue en général plus longtemps que la croissance. Celle-ci atteint son maximum, pour la plupart des organes, entre le 3<sup>e</sup> et le 5<sup>e</sup> jour de la culture, elle s'arrête après le 7<sup>e</sup> jour. Il est rare de voir un explant augmenter sensiblement de volume après ce délai, et les tissus ne présentent plus alors que de rares mitoses.

Il semble que, passé ce stade, on ne peut réveiller la croissance et la prolifération d'un organe par aucun artifice: morcellement des organes, repiquages, enrichissement des milieux. Cette affirmation se fonde sur de nombreuses expériences, tentées sur de nombreux organes.

Les auteurs qui ont employé d'autres méthodes et d'autres milieux que nous arrivent aux mêmes conclusions: la croissance et la survie d'un organe en culture sont strictement limitées.

Il semble qu'un organe, soustrait à son milieu naturel, l'organisme, possède un dynamisme limité. Il ne peut franchir seul qu'une certaine étape de croissance, après quoi son potentiel est épuisé. C'est ce que montre très nettement une expérience de ma collaboratrice Fl. DAMERON. Elle soumet des tibias de poulet à des températures basses pendant des temps variables, après le début de la culture. Les tibias témoins, incubés à la température normale de 38°, ont une courbe de croissance représentée sur la fig. 1. Ceux qui sont placés pendant un temps variable à la température de 15° ont leur croissance interrompue pendant la durée de ce traitement. Remis à la température normale de 38,5° ils reprennent leur croissance et la poursuivent jusqu'à rejoindre la longueur des témoins. Les courbes sont simplement décalées (fig. 1). Il semble que les tibias

isolés ont une certaine « réserve de croissance », qui reste constante dans les conditions de cette expérience. Les tibias possèdent une certaine capacité de croissance, que traduit la courbe de croissance à la température optima de  $38,5^{\circ}\text{C}$ . Cette courbe correspond à la croissance optima dans les conditions de nos milieux de culture, mais non à l'optimum de croissance que peut atteindre un tibia dans d'autres conditions expérimentales. Telle quelle, cependant, elle

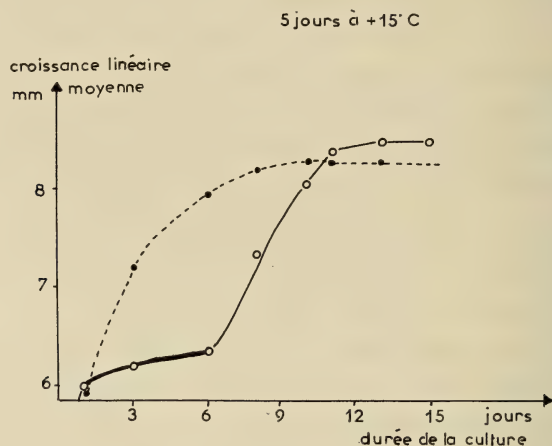


FIG. 1

Croissance linéaire moyenne de 9 tibias *in vitro*. En pointillé, courbe de croissance à la température de  $+38,5^{\circ}\text{C}$ . En trait plein, courbe de croissance de 9 tibias controlatéraux soumis à la température de  $+15^{\circ}\text{C}$  du 2<sup>e</sup> au 7<sup>e</sup> jour de culture (trait fort), puis replacés à  $+38,5^{\circ}\text{C}$ .

(D'après F. DAMERON)

marque un plafond qui peut être rejoint, rarement dépassé (fig. 1 et 2), par des tibias maintenus à des températures défavorables, puis replacés à la température normale.

Si le séjour à de telles températures n'altère pas l'explant, la capacité ou réserve de croissance manifeste toutes ses potentialités, la courbe rejoint l'optimum. Si l'on place les tibias 10 jours à la température de  $15^{\circ}$ , la « réserve de croissance » se trouve affaiblie, la courbe reste toute entière au-dessous de la courbe témoin (fig. 3).

La réserve de croissance atteint généralement son maximum dans l'organisme normal qui permet à un organe d'atteindre son

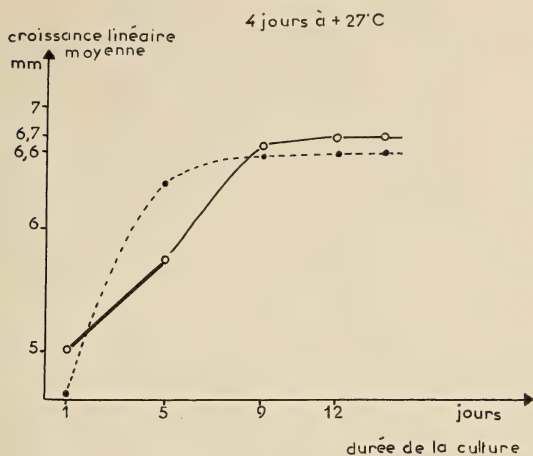


FIG. 2

Croissance moyenne de 18 tibias soumis temporairement à une température de +27°, puis replacés à 38,5° (trait plein). En trait fort, durée du séjour à 27°. En trait pointillé, courbe de croissance des 18 tibias témoins à la température de 38,5°.

(D'après F. DAMERON)

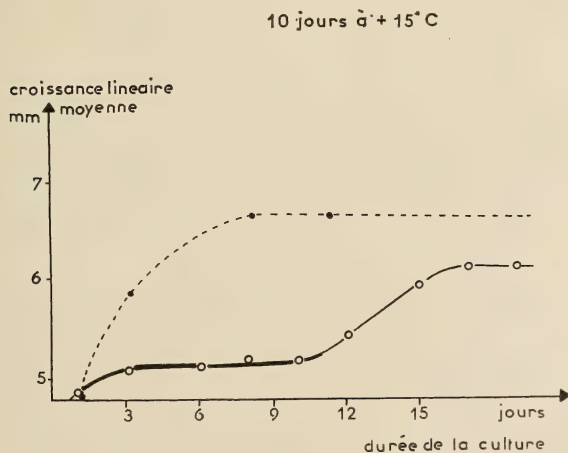


FIG. 3

Courbe de croissance moyenne de 7 tibias soumis pendant 10 jours à la température de +15° (trait fort), puis replacés à 38,5° (trait plein). En trait pointillé, courbe de croissance de 7 tibias témoins à la température de 38,5° C.

(D'après F. DAMERON)



plus grand développement. Mais ceci n'est exact ni pour tous les organes, ni pour tous les stades de développement. (Songeons aux actions inhibitrices, hormonales et autres, que subissent bien des organes au cours de leur croissance).

D'autre part, on ignore quelles proportions et quelle longévité pourrait atteindre un organe placé dans des conditions de culture meilleures que celles de nos méthodes actuelles, telles que perfusion durable de sang ou d'un liquide de mêmes propriétés. Nous constatons simplement qu'avec nos techniques actuelles, la croissance et la survie d'un explant organisé sont limitées.

En résumé, alors que de nombreux auteurs depuis A. CARREL ont obtenu la culture *in vitro* de longue durée, voire indéfinie, de souches cellulaires inorganisées, aucun auteur n'a encore réussi à faire développer au-delà d'une période de quelques semaines des organes ou des fragments d'organes explantés *in vitro*. Le morcellement et le repiquage des fragments ne « relancent » pas sensiblement le pouvoir de prolifération des explants. On peut conclure que cette limitation est due non seulement aux facteurs externes du milieu, mais aussi à certains facteurs internes en rapport avec l'organisation.

## II — LA CROISSANCE ILLIMITÉE DES NODULES CANCÉREUX

Depuis 1956, nous cultivons des tumeurs animales et humaines exactement sur les mêmes milieux que les organes embryonnaires du poulet. Plus précisément, c'est aux dépens de ces organes que les tumeurs se nourrissent. Le premier temps de la technique consiste précisément à explanter *in vitro* des organes embryonnaires de poulet. On ensemence ensuite des fragments de tumeurs sur le milieu vivant fourni par les explants d'organes. Nous avons utilisé de préférence des fragments de mésonephros de poulet de 8 jours  $\frac{1}{2}$ , mais d'autres organes se sont révélés favorables à la culture de tissus cancéreux.

Une autre modalité de la technique consiste à interposer entre les explants de tissus embryonnaires et les fragments cancéreux une membrane dialysante, qui, empêchant le contact entre les deux types d'explants, permet le passage de substances diffusibles des uns aux autres.

Dans de très nombreux cas, les explants tumoraux se sont développés et ont proliféré. Ils conservent toujours la *structure* que possédait la tumeur initiale. D'autre part ils constituent des nodules massifs qui s'accroissent dans les trois directions de l'espace. Il s'agit donc bien d'une culture de cancers *organisés*.

Nous avons tenté de repiquer les cultures de tumeurs sur de nouveaux milieux garnis de mésonephros frais. Des résultats positifs ont été obtenus avec de nombreuses tumeurs de souris, de rat, avec des cancers humains. Alors que la prolifération des organes en culture s'arrête en général après 7 à 10 jours, la prolifération des nodules cancéreux peut se continuer pendant des semaines et des mois. Le sarcome S 180 de Souris a été repiqué pendant plus de 3 mois. D'autres tumeurs de Souris, de Rat, en particulier l'adénocarcinome mammaire T 2633, l'hépatome de Zajdela, ont été cultivés pendant des temps variant entre 6 et 7 mois. En ce qui concerne les tumeurs humaines, trois cancers ont été cultivés respectivement pendant 16 mois, 15 mois, 37 mois: un épithélioma muqueux du côlon, un adénocarcinome pulmonaire, une métastase hépatique d'origine gastrique.

Deux d'entre eux continuent à être entretenus et prolifèrent activement. Ce sont l'épithélioma du côlon (16 mois) la métastase du cancer gastrique (37 mois). Le nombre d'explants a été multiplié considérablement depuis le début de l'expérience. Il pourrait l'être de manière illimitée. Seules des raisons pratiques nous obligent d'en restreindre la prolifération. Pratiquement, ces cultures ont atteint le stade où l'on peut affirmer que la prolifération sera indéfinie. Les explants présentent toujours la structure typique qu'ils avaient au début de l'expérience (fig. 4, 5 et 6).

Contrairement aux cultures d'organes embryonnaires, les cultures organotypiques de cancers montrent donc un pouvoir de *prolifération illimité dans le temps et dans l'espace*.

On remarquera en outre que, dans les prélèvements initiaux de cancers humains ou animaux, de nombreuses cellules normales sont explantées en même temps que les cellules cancéreuses. Ce sont en particulier des cellules du stroma conjonctif ou d'autres structures. Elles disparaissent très rapidement des cultures dès le 1<sup>er</sup> ou le 2<sup>e</sup> repiquage, laissant libre champ aux cellules cancéreuses qui seules subsistent. Dans le cas des cultures où le cancer est séparé

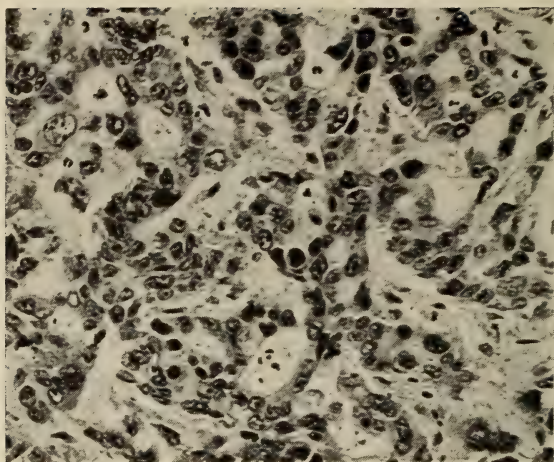


FIG. 4

Biopsie de la métastase hépatique Z 200 d'origine gastrique. Cordons épithé-  
liaux lâches limitant des cavités irrégulières. G: 235  $\times$

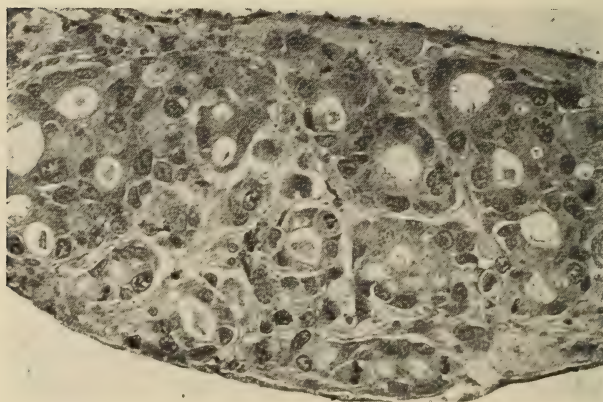


FIG. 5

La même tumeur en culture *in vitro*.  
Les structures sont les mêmes, mais plus ordonnées et plus régulières. Le tissu  
cancéreux est débarrassé des cellules normales étrangères à la tumeur.  
G: 225  $\times$ .



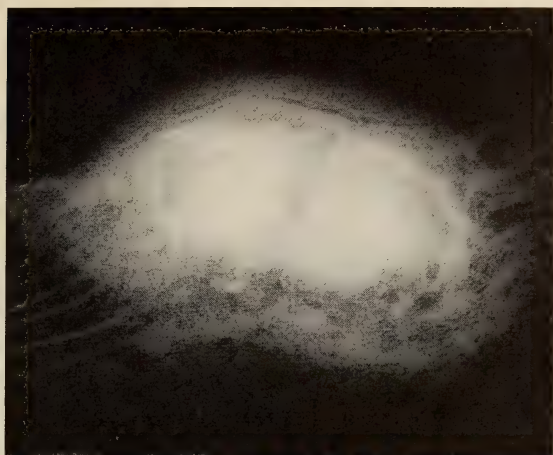


FIG. 6

Aspect macroscopique de la tumeur Z 200, après 31 repiquages.  
Deux nodules ont fusionné. G: 30  $\times$ .



FIG. 7

Culture de la tumeur Z 200, séparée du mésonephros par une membrane filtrante, après 75 repiquages. La culture pure de cellules cancéreuses conserve son organisation épithéliale, avec ses alvéoles sécrétrices de mucus, et son intense pouvoir de prolifération. G: 120  $\times$ .



du mésonephros par une membrane, on obtient des cultures pures de cancers organisés (fig. 7 et 8).

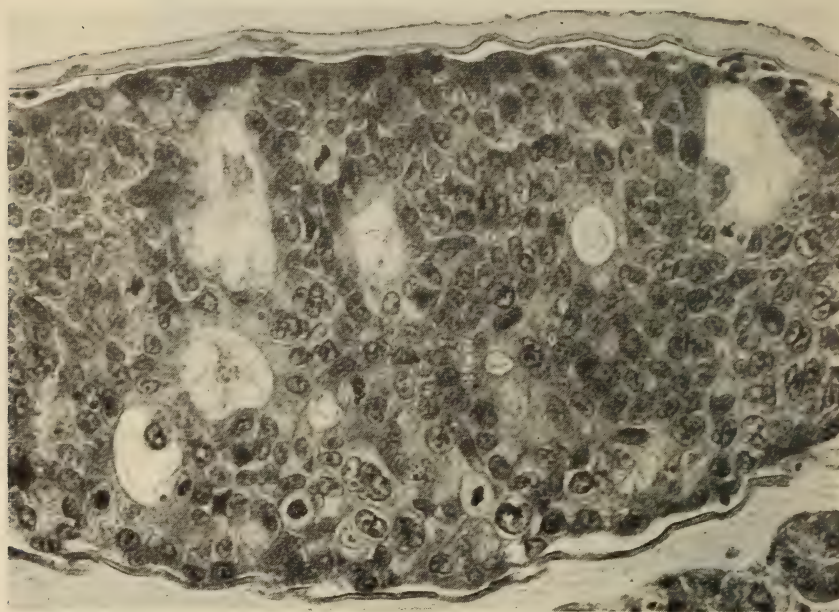


FIG. 8

Même type de culture de la tumeur Z 200, après 72 repiquages. Détail montrant l'organisation de la tumeur en un massif épithélioïde creusé de cavités et peuplé de mitoses nombreuses, signe d'une intense prolifération. G: 315  $\times$ .

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Des résultats qui viennent d'être résumés dans cet article, on peut tirer une conclusion importante. Les cultures d'organes embryonnaires et de tissus organisés adultes de Vertébrés amniotes ne peuvent être maintenues en vie que pendant un temps limité atteignant au plus quelques semaines (la durée de leur prolifération ne dépasse généralement pas 7 à 10 jours). Par contre des cultures de cancers organisés peuvent proliférer d'une manière illimitée dans le temps et dans l'espace.

Ces résultats montrent une différence fondamentale entre les tissus cancéreux et les tissus normaux à l'état organisé. Une telle

différence n'existe pas entre les cultures de cellules normales et cancéreuses à l'état inorganisé.

Quelles sont les raisons de cette différence de comportement entre organes normaux et nodules cancéreux? On peut invoquer le fait que des organes embryonnaires en culture manifestent une limitation de croissance qui est inhérente à leur organisation. Ces limitations se manifestent à des degrés divers dans l'organisme entier normal et dans différentes conditions de milieu.

Par contre, nos résultats démontrent que les structures cancéreuses organisées échappent à de telles limitations. Elles ne contiennent donc pas, même en dehors de l'organisme, de facteurs limitant la croissance.

On pourrait objecter qu'une structure cancéreuse ne tend pas vers une forme définie, même lorsqu'elle présente une certaine organisation. Au contraire, l'organe réalise un équilibre bien défini entre ses cellules qui tendent à édifier une forme précise. Mais on peut obtenir, comme nous l'avons vu, des cultures de mésonephros, de foie, qui n'ont aucune forme définie, tout en étant organisées: leurs structures se répètent sans ordre. Ces cultures ne manifestent pas moins la même limitation que les autres organes, quant à leur pouvoir de prolifération.

Nous retrouvons ainsi, dans le cas des cultures organisées, une propriété fondamentale des tissus cancéreux. La différence qu'ils manifestent avec les tissus normaux peut servir à caractériser la nature cancéreuse d'un tissu, et peut-être à la diagnostiquer. Le comportement des cultures organotypiques fournit une nouvelle propriété différentielle entre le normal et le cancéreux. Nous ne pouvons aller actuellement plus avant dans l'analyse de cette différence, mais notre méthode, montrant que le cancer garde, en dehors de l'organisme, ses propriétés et son dynamisme de prolifération, permet de poser le problème sur un plan nouveau.

## RÉSUMÉ

Les organes embryonnaires de Vertébrés Amniotes, explantés suivant les techniques de culture organotypique, ont une croissance et une survie limitées, qui dépassent rarement 2 à 3 semaines. Il en est de même des cultures de tissus organisés de l'adulte.

Par contre, les cultures de nodules cancéreux *organisés* peuvent se multiplier très longtemps (37 mois pour l'une d'elles), et probablement indéfiniment, en conservant leur structure et leurs propriétés: la démonstration en est donnée pour plusieurs cancers de Souris et de Rat, et pour trois tumeurs humaines.

Les tumeurs malignes manifestent donc *in vitro*, en culture organotypique, des propriétés de croissance différentes des organes et tissus normaux: prolifération illimitée des tumeurs malignes, croissance et survie limitées des organes et tissus normaux.

## BIBLIOGRAPHIE

Les principales publications de mon laboratoire auxquelles se réfère le présent article sont les suivantes:

### I. En ce qui concerne les cultures d'organes embryonnaires

- DAMERON, F. 1960. *Influence de la température sur les organes cultivés in vitro*. 1. *La croissance des tibias*. Acta Embr. Morph. exp. 3: 86-117.
- KIENY, M. 1958. *Contribution à l'étude des besoins nutritifs des tibias embryonnaires d'Oiseau cultivés en milieux naturels et synthétiques*. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 47: 85-169.
- STENGER-HAFFEN, K. 1957. *Etude des besoins nutritifs des gonades embryonnaires d'Oiseau cultivées en milieux synthétiques*. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 46: 521-607.
- WOLFF, Em. 1957. *Nouvelles recherches sur la culture organotypique de la syrinx d'Oiseau. Culture sur différents milieux naturels et amélioration de ces milieux par des acides aminés*. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 46: 1-38.
- 1957. *La différenciation sexuelle de la syrinx de l'embryon de canard explantée in vitro sur milieux chimiquement définis*. Bull. Biol. 91: 271-283.
- WOLFF, Et. 1952. *Sur la différenciation sexuelle des gonades de Souris explantées in vitro*. C. R. Acad. Sc. 234: 1712-1714.
- 1952. *La culture d'organes embryonnaires in vitro*. Rev. Sc. 90: 189-198.
- 1953. *Principes d'une méthode de culture d'organes embryonnaires en milieux synthétiques*. C. R. Soc. Biol. 147: 857-861.
- 1954. *La culture des organes embryonnaires in vitro*. Conf. Palais de la Découverte (20.3.1954).
- 1956. *La croissance et la différenciation des organes embryonnaires en culture in vitro*. Exposés Biol. cell. (A. Thomas): 157-188.



- WOLFF, Et. et HAFFEN, K. 1951. *Sur la culture in vitro des glandes génitales des embryons d'Oiseau : obtention de la différenciation sexuelle et de l'intersexualité expérimentale des gonades explantées*. C. R. Acad. Sc. 233: 439-441.
- et HAFFEN, K. 1952. *Sur le développement et la différenciation sexuelle des gonades embryonnaires d'Oiseau en culture in vitro*. J. exp. Zool. 119: 381-399.
- et HAFFEN, K. 1952. *Sur une méthode de culture d'organes embryonnaires in vitro*. Texas Rep. Biol. Med. 10: 463-472.
- HAFFEN, K., KIENY, M. et WOLFF, Em. 1953. *Sur les cultures d'organes embryonnaires en milieu synthétique*. C. R. Acad. Sc. 236: 137-139.
- HAFFEN, K. et WOLFF, Em. 1953. *Les besoins nutritifs des organes sexués embryonnaires en culture in vitro*. Ann. Alim. Nutrit. 7: 5-22.
- et WOLFF, Em. 1952. *Le déterminisme de la différenciation sexuelle de la syrinx du canard en culture in vitro*. Bull. Biol. 86: 325-350.
- WOLFF, Em. et HAFFEN, K. 1951. *Sur la différenciation in vitro de la syrinx chez l'embryon de Canard*. C. R. Acad. Sc. 233: 500-502.

## II. En ce qui concerne les cultures de tumeurs malignes

- WOLFF, Et. 1956. *Essais de culture d'une tumeur de Souris sur des organes embryonnaires de Poulet cultivés in vitro*. C. R. Acad. Sc. 242: 1537-1538.
- 1956. *La culture des cellules tumorales sur des explants d'organes in vitro*. Experientia 12: 321-322.
- 1958. *Association d'organes et de tumeurs in vitro*. Conf. Palais de la Découverte (28.6.1958).
- 1960. *Sur une nouvelle modalité de la culture organotypique*. C. R. Acad. Sc. 250: 3881-3882.
- 1961. *Utilisation de la membrane vitelline de l'œuf de poule en culture organotypique*. I. *Technique et possibilités*. Develop. Biol. 3: 767-786.
- 1962. *Culture of tumors on embryonic organs explanted in vitro*. in « Biological interactions in normal and neoplastic growth ». Henry Ford Hospital Intern. Symp. Little, Brown and Co.: 413-435.
- 1962. *Long-term organotypic cultures of human surgical tumors at the expense of substances elaborated by the mesonephros of the chick embryo*. Discussion of J. Leighton's report, Symposium on organ culture. 13 th annual meeting of the Tissue Culture Association, Washington. May 29-31. National Canc. Inst. monograph. 11: 180-195.



- WOLFF, Et. 1963. *La culture organotypique de tumeurs humaines sur des organes embryonnaires de Poulet*. Colloque Franco-Soviétique, Moscou, juillet 1962 in « Quelques problèmes posés par la cellule cancéreuse ». Gauthier-Villars: 103-118.
- BARSKI, G. et WOLFF, Em. 1960. *Mise en évidence de différents degrés de malignité de souches cellulaires de Souris en culture d'organes embryonnaires de Poulet*. C. R. Acad. Sc. 251: 479-481.
- et SCHNEIDER, N. 1957. *La culture d'un sarcome de Souris sur des organes de Poulet explantés in vitro*. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 46: 173-197.
- et SCHNEIDER, N. 1957. *La transplantation prolongée d'un sarcome de Souris sur des organes embryonnaires de Poulet cultivés in vitro*. C. R. Soc. Biol. 151: 1291-1292.
- et SIGOT, M. F. 1961. *Comportement de différents types de tumeurs de Rongeurs associés à du rein embryonnaire de poulet en culture in vitro*. C. R. Soc. Biol. 155: 265-267.
- et WOLFF, Em. 1958. *La propagation d'une souche de cancer humain sur des organes embryonnaires de Poulet cultivés in vitro*. C. R. Acad. Sc. 246: 1116-1118.
- et WOLFF, Em. 1958. *Les résultats d'une nouvelle méthode de culture de cellules cancéreuses in vitro*. Rev. fr. Etud. clin. biol. 3: 945-951.
- et WOLFF, Em. 1961. *Culture de cancers humains sur du rein embryonnaire de Poulet explanté in vitro*. Presse médicale, 69: 1123-1126.
- et WOLFF, Em. 1961. *Le rôle du mésonéphros de l'embryon de Poulet dans la nutrition de cellules cancéreuses. II. Etude par la méthode de la membrane vitelline*. J. Embryol. exp. Morph. 9: 678-690.
- et WOLFF, Em. 1962. *Sur la culture pure organotypique de nodules cancéreux humains in vitro*. C. R. Acad. Sc. 254: 3452-3453.
- et WOLFF, Em. 1962. *La culture prolongée de cancers humains sur le mésonéphros de l'embryon de Poulet explanté in vitro*. C. R. Soc. Biol. 156: 240-241.
- et WOLFF, Em. 1963. *Sur la culture de longue durée d'un cancer humain in vitro*. C. R. Acad. Sc. 256: 1173-1174.
- et WOLFF, Em. 1963. *Les facteurs de la croissance de tumeurs associées à des organes embryonnaires de Poulet*. « Intern. Soc. for Cell. Biology ». Acad. Press, New-York: 179-198.
- et WOLFF, Em. 1964. *Nouveaux résultats de la culture organotypique de cancers humains*. C. R. Acad. Sc. 258: 2439-2441.
- WOLFF, Em. et RENAULT, P. 1962. *Sur la culture organotypique de carcinomes humains très proliférants, en présence de mésonéphros d'embryons de Poulet*. Path. Biol. 10: 1161-1169.

- WOLFF, Et., WOLFF, Em., ZAGURY, D. et LEGER, L. 1962. *Recherches sur les conditions de la culture organotypique de cancers humains. I. Possibilités de la méthode.* Presse Med. 70: 2387-2389.
- WOLFF, Em., ZAGURY, D. et LEGER, L. 1962. *Recherches sur les conditions de la culture organotypique de cancers humains. II. Etude au microscope électronique.* Presse Méd. 70: 2759-2762.
-



# Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes<sup>1</sup>

par

**Marko ZALOKAR**

Department of Biology, University of California, San Diego, La Jolla, California

Avec 1 figure dans le texte et 6 planches

## INTRODUCTION

Au cours de ces dernières années, des preuves de plus en plus nombreuses ont été apportées à la théorie qui avance que les gènes, constitués d'acide déoxyribonucléique (ADN), contrôlent la formation des protéines par l'intermédiaire de l'acide ribonucléique (ARN). Cette théorie exige que l'ARN soit formé dans les noyaux et déversé dans le cytoplasme où la synthèse des protéines a lieu. L'étude présentée ici se propose de décrire des expériences réalisées sur les Insectes, expériences qui confirment cette théorie.

Dans mes travaux précédents, j'ai pu établir que l'ARN est produit dans les noyaux de *Neurospora* et ensuite transporté dans le cytoplasme (ZALOKAR 1960a). Or, les noyaux de *Neurospora* sont trop petits pour nous permettre de distinguer, par autoradiographie, si la formation de l'ARN est due aux chromosomes ou aux nucléoles ou aux deux. C'est pourquoi j'ai préféré m'adresser aux cellules des Insectes qui ont l'avantage d'avoir parfois de grands noyaux,

---

<sup>1</sup> Ce travail a été supporté par le United States Public Health Service research grant. USPHS-GM-08040 from the National Institute of General Medical Sciences.



permettant de distinguer facilement entre les chromosomes et les nucléoles.

Dès les premiers travaux entrepris par autoradiographie sur les lieux d'incorporation des précurseurs radioactifs dans l'ARN, on peut observer que c'est le nucléole qui se charge le premier de radioactivité et demeure plus radioactif que le reste du noyau (voir discussion dans ZALOKAR 1961 et SIRLIN 1962). Ces observations jettent aussitôt un doute sur l'origine chromosomique de l'ARN et prouvent que le nucléole doit jouer un rôle très important dans la formation de l'ARN. Selon certaines hypothèses (BONNER 1959, WOODS 1959), le nucléole rassemblerait l'ARN produit par les chromosomes et peut-être le transformerait en ribosomes, libérés ensuite dans le cytoplasme. D'autre part, les études sur la composition de l'ARN des nucléoles, des chromosomes et du cytoplasme (VINCENT 1955) démontrent que l'ARN nucléolaire diffère de celui des chromosomes et ressemble plutôt à celui du cytoplasme. VINCENT et BALTUS (1960) ont cru qu'une grande partie de l'ARN nucléolaire est l'ARN soluble (sARN), utilisé dans le transfert des acides aminés sur les ribosomes, mais, les expériences d'EDSTRÖM (1960), indiquent que c'est plutôt l'ARN des ribosomes qui trouve son origine dans les nucléoles. Quoiqu'il en soit, la question se pose de savoir si les nucléoles peuvent produire l'ARN par eux-mêmes, sans l'aide de l'ADN nucléaire.

Une deuxième question non encore résolue est celle de l'origine de l'ARN cytoplasmique. De nombreuses expériences démontrent que cet ARN est formé dans le noyau, mais il n'est pas certain que tout l'ARN cytoplasmique ait son origine dans le noyau ou qu'il y ait une formation indépendante de l'ARN dans le cytoplasme. A ce sujet les travaux les plus inquiétants sont ceux d'HARRIS (HARRIS, WATTS 1962) qui continue à décrire des expériences concluant à une formation purement cytoplasmique de l'ARN. Il n'est pas facile de réfuter ces résultats et il nous faut continuer à chercher une méthode qui permettra de conclure, sans doute possible, sur l'origine de l'ARN cellulaire.

Le problème de la formation de l'ARN est néanmoins plus compliqué qu'on ne le croyait au début et nous ne pouvons exclure la possibilité d'une réplique de l'ARN cytoplasmique ou tout au moins d'une formation cytoplasmique de l'ARN qui ne porte pas de spécificité génétique. Les expériences sur les Insectes

que nous allons décrire semblent confirmer l'origine nucléaire de l'ARN.

La principale fonction de l'ARN est de produire des protéines. La question se pose de savoir si l'ARN est déjà fonctionnel dans le noyau ou seulement après l'avoir quitté. L'ARN produit dans le noyau et transporté dans le cytoplasme doit porter le code imprimé par les gènes pour produire des protéines spécifiques. Cet ARN est appelé le messenger (mARN) et d'après des recherches conduites sur les bactéries il est très instable, disparaissant très rapidement du cytoplasme (JACOB, MONOD 1961). Or, il est reconnu que dans beaucoup de cellules mARN ne peut pas être instable. Tel est le cas d'érythroblastes qui perdent leur noyau et continuent leur production d'hémoglobine, sans avoir la possibilité de renouveler leur ARN. Mes expériences sur les Insectes prouveront aussi que mARN peut exister et fonctionner dans le cytoplasme pendant de longues périodes.

Il semble nécessaire que mARN soit associé aux ribosomes pour pouvoir fonctionner dans la synthèse des protéines. Est-il capable alors de fonctionner dans le noyau, dépourvu de l'ergastoplasme? On a démontré que les noyaux isolés sont capables de produire des protéines (ALLFREY, MIRSKY, OSAWA 1957), ainsi donc certains messagers pourraient fonctionner dans les noyaux. On peut croire que pour la production des protéines le noyau possède une structure spéciale, probablement le nucléole. Si mARN peut fonctionner dans le noyau même, tout l'ARN devient-il actif avant de quitter le noyau?

C'est par l'étude de la localisation de la formation des protéines dans les cellules des Insectes, au moyen de l'autoradiographie, que j'espère trouver une solution à ces problèmes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les insectes suivants furent utilisés pour les expériences: *Drosophila melanogaster*, Oregon wild, provenant des souches de l'Institut de Technologie de Californie, fut cultivé sur milieu aseptique (à levure) selon GUYÉNOT (1917). *Musca domestica* provenait de souches du Laboratoire d'Entomologie, Université de Californie, Riverside. Les mouches furent cultivées en milieu composé

de farine d'alfa-alfa et d'extrait de levure, selon la formule du Laboratoire de Riverside. *Simulium vittatum* provenait d'une population indigène que je récoltais dans un ruisseau près de San Diego (Los Penasquitos Creek). Les pupes furent transportées dans le laboratoire et les moustiques nouvellement éclos furent utilisés pour les expériences. *Blatella germanica* fut cultivé stérilement (sans compter les endo-bactéries) en un milieu composé de « Purina Dog Chowder » (nourriture de chien) et de tubes remplis d'agar à 1% (ces derniers pour satisfaire les besoins d'eau). La souche fut obtenue à partir de spécimens du Laboratoire de Yale University. Les chenilles de *Malacosoma americana* furent trouvées près de New Haven (Connecticut). Ce sont des chenilles processionnaires qui construisent de grands nids en soie. Les spécimens utilisés pour les expériences mesuraient à peu près 2 cm. *Malacosoma* sp. fut trouvée sur les buissons de *Ceanothus* dans des montagnes de la Sierra Nevada. *Galleria melonella* fut cultivée en un milieu composé de semoule (Farina), de sucre, de glycérine et de vitamines selon DUTKY, etc. (1962). Ces spécimens provenaient de la population trouvée dans la ruche d'un apiculteur de San Diego.

TABLEAU I

*La composition du milieu minéral  
pour l'incubation des organes des Insectes*

Sel	Milieu pour mouches, blattes	Milieu pour chenilles
NaCl	500 mg	300 mg
KCl	100	300
MgCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	100	300
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	100	300
CaCl <sub>2</sub>	50	50
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O	100	100
Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	100	100
NaHCO <sub>3</sub>	10	10
H <sub>2</sub> O	100 ml	100 ml

Les organes des insectes qui devaient être incubés avec les précurseurs radioactifs, furent transplantés dans un milieu minéral, modifié d'après WYATT (1956). Les milieux préparés pour les mouches et les blattes offraient une proportion plus grande en



roude alors que ceux des chenilles étaient plus riches en potasse (tableau I). L'addition d'acides aminés ou d'un hydrolysate de caséine (Casamino acids de Difco) n'a pas donné de résultats supérieurs à ceux du milieu minéral pur. Aucun milieu n'existe qui permettrait la survie parfaite des organes pour des périodes prolongées, mais le milieu utilisé était suffisant pour nos expériences qui durèrent quelques heures seulement.

Le même milieu minéral fut utilisé pour les injections. Les injections furent faites avec une micropipette en verre et la quantité injectée fut telle qu'elle occasionnait un gonflement visible de l'insecte injecté. Les mouches furent injectées entre les sternopleures de la première paire de pattes, les blattes entre les segments de l'abdomen et les chenilles dans leurs parapodes.

Les précurseurs radioactifs furent dissous dans le milieu minéral. Les substances suivantes furent utilisées: Uridine  $H^3$ , uniformément marqué, 640 mc/mmole, dans une solution contenant 40  $\mu\text{g/ml}$ ; Cytidine- $H^3$  7810 mc/mmole; DL-Leucine-4,5- $H^3$  3570 mc/mmole, 47  $\mu\text{g/ml}$ ; Glycine-2- $H^3$ , 44.2 mc/mmole, 100  $\mu\text{g/ml}$ . Toutes les substances radioactives provenaient de la « New England Nuclear Corp. ».

Les résultats de l'incorporation des précurseurs radioactifs furent observés sur des coupes microscopiques, par autoradiographie. Les organes furent fixés par la méthode de « freeze-substitution » après congélation dans du propane liquide refroidi au moyen d'azote liquide. La substitution fut faite dans une solution contenant 5% d'acide trichloracétique dans de l'alcool absolu, refroidie à la neige carbonique. A la fin de la substitution, les pièces furent emparaffinées selon les méthodes courantes et coupées à 4  $\mu$ . Les préparations microscopiques, après déparaffinage, furent lavées pendant une heure dans une solution d'acide trichloracétique 5% à 0° C, puis lavées dans de l'alcool à 50° et alors desséchées. Elles furent recouvertes de l'émulsion G-5 (Ilford) selon la méthode de Ficq (1955). Après des temps d'exposition variés, les autoradiographies furent développées selon la même méthode et puis colorées avec l'hématoxyline de Delafield, acidifiée par 1% d'acide acétique. Après différenciation dans l'acide acétique à 1%, la gélatine se colorait faiblement et la coloration des cellules pouvait surtout être attribuée à leur contenu en acides nucléiques. Toutes les photos furent prises avec un filtre rouge pour mieux faire ressortir les grains d'argent.



Au cours de cet exposé, je parlerai de la radioactivité des régions cellulaires ou de leur marquage, en sous-entendant que c'étaient les grains d'argent réduit que l'on observait. J'assumerai aussi que la radioactivité des cellules dans ces préparations est due aux substances non dissoutes par les processus de fixation et de lavage, supposées être les acides nucléiques ou les protéines, selon le type du précurseur.

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

### I — *Le rôle des chromosomes et du nucléole dans la formation de l'ARN*

Chez *Drosophila*, les glandes salivaires présentent de gros nucléoles qui se prêtent bien à l'étude de la formation de l'ARN par autoradiographie. Afin de trouver où se forme l'ARN en premier lieu, il nous a fallu étudier le taux d'incorporation des précurseurs radioactifs aussi rapidement que possible après leur administration.



FIG. 1

Glande salivaire de *Drosophila melanogaster*, incubée dans  $H^3$  uridine pour 1 min. ARN radioactif dans les nucléoles et dans les chromosomes. La coupe passe à travers les nucléoles dans deux cellules à droite et une cellule à gauche; dans les autres cellules, la coupe passe à travers la partie chromosomique seulement. (1 mois) \* 500  $\times$ .

\* Le temps d'exposition des autoradiographies est indiqué en parenthèses à la fin des légendes des figures.

Trois éventualités pouvaient se présenter. Si la formation de l'ARN était indépendante dans les deux parties du noyau, la radioactivité augmenterait dans les deux parties à un taux constant. Si les chromosomes synthétisaient l'ARN et la transmettaient au

nucléole, la radioactivité apparaîtrait d'abord dans les chromosomes et y augmenterait plus vite au commencement. Enfin la radioactivité des nucléoles pourrait dépasser celle des chromosomes. Mais si au contraire, le nucléole produisait l'ARN et le fournissait aux chromosomes, la situation serait inverse.

La glande salivaire de la larve de *Drosophila* (âgée de 4 jours) fraîchement disséquée, fut incubée dans une solution contenant de l'uridine tritiée, pendant 15 secondes, 2 minutes, 4 minutes et des périodes plus longues, puis, immédiatement après l'incubation, plongée dans le fixateur: des autoradiographies furent alors réalisées selon la méthode décrite. Comme bien peu de radioactivité pouvait être incorporée dans une période si courte, il était nécessaire d'exposer les préparations couvertes avec l'émulsion photographique pendant 4 mois, pour pouvoir déceler la radioactivité.

Dans toutes les préparations, même dans les expériences de 15 secondes, les chromosomes et les nucléoles étaient marqués, ces derniers toujours plus fortement (fig. 1). Pour rendre ces résultats plus quantitatifs, le nombre de grains d'argent fut compté au-dessus de la partie du noyau en dehors du nucléole et au-dessus du nucléole. Pour pouvoir étudier les résultats, il nous suffit de connaître le taux relatif d'incorporation des précurseurs dans les deux parties du noyau, et il n'est pas nécessaire de calculer leur radioactivité totale. Comme il est difficile d'éviter des erreurs dans le comptage, les résultats présentés dans le tableau II doivent être considérés seulement comme approximatifs. Les expériences indiquent cependant que l'ARN s'était formé indépendamment dans le nucléole et dans les chromosomes et permettent d'exclure la possibilité que l'ARN nucléolaire ait son origine dans les chromosomes.

Des expériences semblables ont été faites avec les ovocytes de *Blatella* qui possèdent un grand nucléole. Or ces ovocytes n'incorporent pas l'uridine aussi vite que les cellules de *Drosophila*. Pour une durée de 4 minutes d'incubation, c'est à peine si on pouvait déceler une trace de radioactivité même après avoir exposé les autoradiogrammes pendant 4 mois. Pour une durée de 16 minutes (fig. 2), les chromosomes se chargeaient distinctement de radioactivité. On pouvait deviner les chromosomes plumeux par leur marquage, alors que la radioactivité du nucléoplasme était moins prononcée. Pour une durée d'une heure (fig. 3) les chromosomes et

le nucléoplasme devenaient bien marqués. Les nucléoles étaient marqués sur leur périphérie seulement, les grains d'argent formant souvent des amas distincts. En 4 heures (fig. 4), les grains d'argent étaient uniformément répartis sur le noyau, et, le nucléole était devenu radioactif dans son intérieur même. Les amas initiaux devenaient moins distincts et le nucléole tout entier était plus fortement radioactif que le reste du noyau.

TABLEAU II

*Incorporation de  $H^1$  uridine dans l'ARN par les noyaux des glandes salivaires de *Drosophila melanogaster*. Le nombre des grains d'argent au-dessus de la partie chromosomique du noyau et au-dessus du nucléole fut compté. Le nombre a été recalculé pour un jour d'exposition de l'autoradiographie. Les figures présentent la moyenne de dix comptages.*

Temps d'incubation	Chromosomes	Nucléole	Chr. : nucl.
15 sec	1,24	2,86	0.43
2 min	14,0	25,6	0.55
4 min	54,2	117,0	0.47
Surface des organites:	168 $\mu^2$	72 $\mu^2$	

Ces expériences démontrent, premièrement qu'il se forme de l'ARN à la fois dans les chromosomes et dans le nucléole et que ces deux processus sont indépendants (à moins qu'il y ait un déplacement très rapide de l'ARN néo-formé); deuxièmement que le nucléoplasme se charge d'ARN provenant de ces deux organites et troisièmement que la formation de l'ARN a lieu sur la surface du nucléole. Comme la surface des nucléoles contient de la chromatine (chromatine associée aux nucléoles), décelable par la réaction de Feulgen, il est probable que cette chromatine synthétise l'ARN du nucléole. Ces résultats sont en accord avec les observations de SIRLIN (1960) et de PELLING (1959) sur les moustiques, qui indiquaient que l'ARN se formait à la surface du nucléole d'où il émigrerait vers son intérieur, ainsi qu'avec les observations sur le grillon (FAVARD-SÉRÉNO, DURAND 1963). S'il arrivait toutefois de trouver que l'ARN se forme à l'intérieur même du nucléole, cette formation peut toujours être attribuée à l'ADN, puisque



certaines nucléoles contiennent des filaments d'ADN dans leur substance (BERNHARD, communication personnelle).

On a récemment montré dans plusieurs publications, que l'actinomycine D inhibait la formation de l'ARN (REICH etc. 1962). J'ai utilisé cette substance sur les cellules des Insectes avec l'espoir qu'elle supprimerait spécifiquement la formation d'ARN messenger. J'incubais des ovocytes de *Blatella* dans différentes concentrations d'actinomycine D en présence d'uridine tritiée. Contrairement à mes prévisions, l'actinomycine n'inhiba pas complètement la formation d'ARN. A des doses faibles (1 à 5  $\mu\text{g/ml}$ ), l'inhibition était très prononcée dans le nucléole et bien moins évidente dans le reste du noyau. Après 1 ou 4 heures d'incubation (fig. 5) il était possible d'obtenir des autoradiographies d'ovocytes présentant des nucléoles dépourvus de radioactivité, alors que les chromosomes étaient encore bien marqués. L'inhibition devenait plus générale avec des doses plus fortes quoiqu'il était toujours possible de trouver des vestiges d'activité dans les régions chromosomiques.

Les nucléoles offraient des signes de dégénérescence: forme arrondie, coloration basophile moins forte et perte des structures internes. Souvent la substance basophile apparaissait sous forme de petites gouttelettes dans le nucléole.

On peut conclure à partir de ces expériences que l'effet de l'actinomycine D sur les chromosomes est différent de son effet sur les nucléoles, ces derniers étant bien plus sensibles. De même, il a été remarqué que, dans le cas des cultures de tissus de mammifères, les nucléoles de leurs cellules sont inhibés par des concentrations plus basses d'actinomycine que le reste du noyau (PERRY 1963). Cela confirme nos déductions antérieures selon lesquelles la production d'ARN dans le nucléole et dans les chromosomes est due à deux processus indépendants.

L'étude des différents tissus de *Blatella* sous l'action de l'actinomycine a montré qu'il n'existait pas seulement des différences de sensibilité entre les chromosomes et les nucléoles, mais aussi dans le cas des diverses cellules elles-mêmes. Ainsi les ovocytes jeunes, correspondant au stade III de Bonhag (1959), étaient moins sensibles que les ovocytes plus grands. Les glandes collétérales aussi cessent de former de l'ARN seulement avec des concentrations plus grandes ( $>20 \mu\text{g/ml}$ ) d'actinomycine. Il nous faut donc être prudent avant de généraliser l'action inhibitrice de l'actinomycine D



sur la formation de l'ARN et avant d'utiliser cette substance sans discrimination pour des études du rôle de l'ARN dans le métabolisme des différents tissus.

## II — *La formation de l'ARN dans le noyau et son transport dans le cytoplasme*

Quand on transplante les ovaires de *Drosophila* dans une solution physiologique contenant  $H^3$  uridine, l'ARN du noyau des cellules nourricières devient radioactif en moins d'une minute. La radioactivité du noyau augmente avec le temps (fig. 6) et au bout de 16 minutes il est possible de détecter la radioactivité dans le cytoplasme (fig. 7). Au bout d'une heure, l'activité cytoplasmique est bien prononcée et en quatre heures, les cellules nourricières sont lourdement chargées de radioactivité et la substance radioactive pénètre dans les ovocytes. Les noyaux des cellules nourricières montrent, sur les coupes microscopiques, toujours plus de radioactivité que le cytoplasme. Au bout de quatre heures, plusieurs ovarioles explantés offrent des signes de dégénérescence, mais il nous fut impossible de prolonger l'expérience plus longtemps faute d'un milieu de culture plus approprié.

La substance nucléolaire des cellules nourricières se divise en des petits amas distincts, englobés dans la matière chromatique. Il est ainsi difficile de distinguer entre la radioactivité qui provient du nucléole et celle qui provient des chromosomes. Dans toutes les expériences citées, les amas nucléolaires étaient plus radioactifs que le nucléoplasme qui les séparait.

Après l'injection de l'uridine tritiée dans la mouche domestique, les résultats étaient qualitativement similaires au cours des premières heures. Au bout de quatre heures, le cytoplasme des cellules nourricières devenait notablement radioactif et la substance radioactive pénétrait dans les ovocytes. Cependant, les noyaux des cellules nourricières perdaient leur radioactivité et devenaient beaucoup moins marqués que le cytoplasme (fig. 8). Tout se passait comme si l'uridine injectée disparaissait, comme si l'ARN radioactif des noyaux était déversé dans le cytoplasme et comme si leur nouvel ARN était synthétisé à partir d'uridine non marquée, élaborée dans la mouche même. Une observation similaire a été faite par BIER (1963) sur *Musca domestica*.

Mon assistant, M. WEBER, a fait l'analyse des jus du corps de la mouche après l'injection de l'uridine radioactive et il a pu constater qu'effectivement toute uridine était éliminée dans la première heure après l'injection. La majeure partie de la radioactivité pouvait se trouver dans le gaz carbonique expiré. Les processus chimiques qui interviennent dans la dégradation de l'uridine injectée seraient intéressants à étudier.

Chez *Drosophila*, seules les cellules nourricières et les cellules folliculaires produisent l'ARN dans les ovarioles et le noyau des ovocytes n'incorpore pas de radioactivité. Tout l'ARN cytoplasmique des ovocytes a son origine dans les cellules nourricières. Cependant, on a pu mettre en évidence par un examen plus précis, que quelques grains d'argent apparaissent près de la tache chromatique des noyaux d'ovocytes (fig. 9). Il se peut donc que ces noyaux produisent une très petite partie de l'ARN qui n'est pas destiné à être transmis au cytoplasme.

Chez les moustiques *Simulium*, après l'injection de  $H^3$  uridine, les noyaux des ovaires deviennent fortement radioactifs au bout de quatre minutes (fig. 10) et la radioactivité augmente pendant la première heure. Au bout d'une heure (fig. 11), la radioactivité peut être décelée dans le cytoplasme et au bout de quatre heures (fig. 12), comme chez *Drosophila*, le cytoplasme devient plus radioactif que le noyau, qui, lui, perd sa radioactivité.

Il existe cependant une différence importante entre *Drosophila* et *Simulium*: alors que les noyaux ovocytaires de la première ne sont pas capables d'incorporer l'uridine, ceux de *Simulium* sont aussi actifs dans la production de l'ARN que les noyaux des cellules nourricières. A des stades plus avancés de la croissance des ovocytes, il est impossible d'observer la transmission de la substance radioactive des cellules nourricières vers l'ovocyte, comme c'est le cas pour *Drosophila* et pour la mouche. Il semble que les ovocytes produisent leur propre ARN.

L'aptitude des ovocytes de *Simulium* à produire l'ARN doit être considéré comme un état primitif dans l'évolution de l'ovaire contenant les cellules nourricières (ovaire méroïstique). Il est donc intéressant de rencontrer ce caractère chez un Nématocère (*Simulium*), appartenant à un sous-ordre plus primitif que celui des Brachycères (*Drosophila*, *Musca*). Des expériences préalables dans d'autres ordres d'insectes montrèrent que chez les Lépi-

doptères (*Galleria melonella*) l'ovaire est du type *Drosophila*: les noyaux des ovocytes ne synthétisent pas l'ARN.

Les noyaux des ovocytes de *Simulium* présentent dans leurs jeunes stades de gros nucléoles et ce sont surtout eux qui devenaient radioactifs après administration d' $H^3$  uridine. A des stades plus avancés, les nucléoles se fragmentaient en petits grains et il s'avérait impossible de distinguer entre leur radioactivité et celle du nucléoplasme. Dans ces cellules, les chromosomes ne pouvaient se déceler par la réaction de Feulgen et il était impossible de dire si la radioactivité des nucléoles prenait naissance dans l'ADN des chromosomes. Ces noyaux contiennent cependant un granule qui répond à la réaction de Feulgen et qui n'est pas la chromatine des chromosomes, mais, d'après LIMA DE FARIA (1962) qui l'a étudiée chez *Tipula*, une chromatine métabolique en voie d'élimination du noyau. Il s'est avéré impossible de démontrer la formation de l'ARN près de ce granule, et au contraire dans les noyaux bien chargés d'ARN radioactif, le granule restait non marqué (fig. 13). Cette observation confirme la nature non-chromosomique de cette substance Feulgen-positive.

L'ARN des glandes séricigènes de *Malacosoma* se comporte de la même façon que l'ARN étudié chez les Diptères. Dans les premières minutes après l'injection de  $H^3$  uridine, le noyau seul était radioactif (fig. 14). Au bout de quatre heures, la radioactivité du cytoplasme augmentait tellement qu'il était impossible de distinguer le noyau par une radioactivité supérieure (fig. 15). En vingt-quatre heures le noyau perdait la majeure partie de sa radio-activité, alors que le cytoplasme la conservait (fig. 17). En culture, l'uridine n'était pas détruite et le noyau continuait à l'incorporer restant ainsi plus radioactif que le cytoplasme (fig. 16).

L'ensemble de ces expériences démontrent une fois de plus que c'est le noyau qui le premier élabore l'ARN radioactif, après administration de  $H^3$  uridine. On peut expliquer l'apparition tardive de l'ARN radioactif dans le cytoplasme si l'on admet qu'il est produit dans le noyau et a besoin d'un certain temps pour passer dans le cytoplasme. Dans le cas des ovocytes des ovaires méroïstiques dont le noyau ne produit pas d'ARN, il est évident qu'il n'y a pas de synthèse d'ARN dans le cytoplasme et que tout ARN a son origine dans les cellules nourricières. L'observation de la destruction rapide



de l'uridine injectée facilitera des recherches sur le transfert de l'ARN du noyau au cytoplasme.

### III — *Rôle du noyau et du cytoplasme dans la formation des protéines*

Dans les cellules de *Drosophila*, les acides aminés sont incorporés dans les protéines par le cytoplasme avant de l'être par le noyau (ZALOKAR 1960b). Après injection d' $H^3$  leucine dans les larves, les noyaux des cellules des glandes salivaires ne se chargent pas de radioactivité pendant les premières minutes écoulées. Après quatre minutes, la radioactivité est plus forte dans le nucléole que dans la partie chromosomique (fig. 18). Après seize minutes, le noyau devient uniformément radioactif et sa radioactivité est aussi forte que celle du cytoplasme. Chez d'autres insectes, le cytoplasme se charge de radioactivité avant le noyau, quoique le noyau finisse par devenir aussi radioactif que le cytoplasme.

Ces observations peuvent être expliquées soit par une pénétration tardive des précurseurs radioactifs dans le noyau, soit par la présence d'un réservoir (« pool ») d'acides aminés dans le noyau, diluant effectivement la radioactivité du précurseur au commencement de l'expérience, soit, enfin, par le fait que les protéines du noyau aient pu être produites dans le cytoplasme et pénétrer après un certain temps dans le noyau. Il n'est pas possible, par la méthode d'autoradiographie, de choisir entre ces possibilités. Au mieux l'apparition précoce de la radioactivité dans le nucléole indique que cet organe est engagé dans la formation des protéines du noyau. On sait que les noyaux sont capables de synthétiser au moins une partie de leurs propres protéines, mais que les protéines peuvent aussi pénétrer dans le noyau à partir du cytoplasme. Rappelons seulement la protéine mystérieuse de PRESCOTT et BENDER (1963) et de GOLDSTEIN (BYERS etc. 1963), capable de se mouvoir entre le noyau et le cytoplasme.

Le lieu d'élaboration des protéines cytoplasmiques semble être plus facile à étudier. Les expériences mentionnées démontrent que les protéines sont élaborées dans le cytoplasme immédiatement après l'administration de l'acide aminé radioactif. Mais est-il possible que l'ARN produit dans le noyau, commence à fonctionner avant d'être transféré dans le cytoplasme? Une étude déjà ancienne sur la cytologie des glandes séricigènes de *Bombyx* (GILSON 1890)



indiquait que la soie s'élaborait dans les noyaux mêmes. J'ai étudié la production de la soie chez la chenille de *Malacosoma*. Expérimentalement, cette chenille présente un gros avantage puisqu'elle produit de la soie sans interruption depuis sa naissance et qu'il est ainsi possible d'utiliser des animaux très petits pour l'injection de précurseurs à radioactivité spécifique très élevée. Les glandes séricigènes produisent l'ARN à un taux élevé et, quelques minutes après l'injection de l'uridine tritiée, les noyaux sont fortement radioactifs (fig. 14). Après seize minutes, l'ARN apparaît dans le cytoplasme.  $H^3$  glycine se prête très bien au marquage de la soie, puisque la soie se compose d'à peu près 45% de cet acide aminé. On peut espérer que la radioactivité dans la soie sera 5 à 10 fois supérieure à celle d'autres protéines, contenant moins de 10% de glycine. Indépendamment, le taux de production de la soie est tel que c'est à cette dernière qu'il est permis d'attribuer la majeure partie de la radioactivité incorporée dans les protéines. Quand on traite les glandes séricigènes à  $H^3$  glycine, la soie est produite dans le cytoplasme seulement. Même après une heure d'incubation, le noyau demeure presque entièrement dépourvu de radioactivité (fig. 19). D'autre part, en utilisant  $H^3$  leucine qui se trouve en proportion négligeable dans la soie, les noyaux se marquent aussi fortement que le cytoplasme, après une heure (fig. 20).

Or, il est possible que l'observation déjà ancienne faite sur *Bombyx* soit toujours vraie. RAMENSKAYA (1962) a démontré, par autoradiographie, que la soie était produite dans les noyaux de *Bombyx*. On peut chercher à expliquer la raison de cette différence entre les deux genres de chenilles par le fait que la production de la soie est continue chez *Malacosoma*, alors que chez *Bombyx* elle est seulement produite après la dernière mue larvaire. Il se peut que toutes les ressources de la cellule soient utilisées alors dans le seul but de produire la quantité de soie nécessaire au tissage du cocon.

Les glandes séricigènes conviennent bien à l'étude du rôle de mARN dans la production des protéines. L'administration de l'actinomycine D, à concentration de 20  $\mu\text{g/ml}$ , arrête complètement la formation de l'ARN dans les glandes séricigènes de *Malacosoma* (fig. 21). Quand on incube pendant une heure dans de la glycine radioactive, des glandes chez lesquelles la formation de l'ARN a été interrompue depuis quatre heures au moyen d'actinomycine, la glycine est incorporée. La soie radioactive est même excrétée dans le

réservoir de la glande, où elle forme, à la surface, une couche radioactive de soie en réserve (fig. 22). Il n'existe pas de différence apparente entre les glandes témoins (fig. 23) et celles traitées avec l'actinomycine. Après vingt-quatre heures la formation de la soie continue toujours, mais il est possible de noter une réduction de la basophilie du cytoplasme des glandes. L'arrêt de la production de l'ARN n'a donc pas affecté l'activité de l'ARN existant. L'ARN messenger peut alors fonctionner dans le cytoplasme pendant au moins quatre heures: il n'est donc pas aussi instable que celui des bactéries.

### CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

La théorie concernant la fonction des gènes, résumée par la formule ADN — ARN — protéines, exige que l'ARN soit produit dans les noyaux et particulièrement dans les chromosomes, puis libéré dans le cytoplasme. J'ai essayé ici d'apporter à cette théorie quelques preuves cytologiques, en étudiant la localisation de la formation de l'ARN et des protéines dans les cellules des Insectes, par le moyen de l'autoradiographie.

Après l'administration des précurseurs radioactifs ( $H^3$  uridine) les chromosomes et les nucléoles de la glande salivaire de *Drosophila* et des ovocytes de *Blatella* se chargent simultanément d'ARN radioactif. L'actinomycine D inhibe la production de l'ARN à des concentrations plus basses pour les nucléoles que pour les chromosomes. La production de l'ARN dans les nucléoles est donc indépendante de celle des chromosomes. Puisque l'ARN nucléolaire est produit, chez *Blatella*, près de la chromatine associée aux nucléoles, sa production dépend probablement toujours de l'ADN. Si les nucléoles apparaissent toujours plus radioactifs que le reste du noyau, c'est parce qu'ils produisent l'ARN à un taux plus élevé que les chromosomes et l'accumulent en concentration plus grande.

Dans toutes les cellules des Insectes étudiés, les noyaux se chargent d'ARN radioactif bien avant le cytoplasme. Chez la mouche et chez la chenille de *Malacosoma*, l'uridine injectée se détruit rapidement par catabolisme, ce qui permet de suivre l'évolution de l'ARN produit dans le noyau après la disparition du précurseur externe. Après quatre à six heures, les noyaux perdent de leur radioactivité, alors que le cytoplasme continue à s'en charger.

Ces faits indiquent que l'ARN cytoplasmique doit avoir son origine dans le noyau. Des expériences quantitatives, difficiles à réaliser par la méthode d'autoradiographie, seront nécessaires pour prouver d'une façon définitive que tout l'ARN cytoplasmique a été synthétisé dans les noyaux. Le cytoplasme des ovocytes de *Drosophila* n'est certainement pas capable de synthétiser l'ARN, puisqu'il est évident que tout son ARN lui est apporté par les cellules nourricières. Le noyau de l'ovocyte peut seulement produire une quantité minime d'ARN. De même, les ovocytes des ovaires méroïstiques des Lépidoptères (*Galleria*) ne produisent pas d'ARN. D'autre part, l'ovaire méroïstique d'une Nématocère, *Simulium*, possède des ovocytes dont les noyaux sont aussi actifs dans la formation de l'ARN que ceux des cellules nourricières.

Après l'administration des acides aminés radioactifs, le cytoplasme est le premier à se charger de protéines radioactives. Dans toutes les cellules étudiées, le noyau devient radioactif après un délai de quelques minutes et c'est dans le nucléole que la radioactivité est d'abord la plus grande. Ces expériences prouvent que le cytoplasme est le lieu primaire de la synthèse des protéines et que les protéines du noyau sont probablement synthétisées dans le nucléole et en partie au moins, dans le cytoplasme. Chez *Malacosoma*, la soie est produite dans le cytoplasme et non dans les noyaux, indiquant que l'ARN responsable de sa production est actif seulement dans le cytoplasme. Quand, dans les glandes séricigènes, la formation de l'ARN est totalement inhibée par l'actinomycine D pendant quatre heures, la soie continue à se produire. Si un ARN messager est nécessaire à la production de la soie, il devrait être relativement stable, contrairement à l'ARN messager instable des bactéries.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLFREY, V. G., MIRSKY, A. E. and OSAWA, S. 1957. *Protein synthesis in isolated cell nuclei*. J. Gen. Physiol. 40: 451-490.
- BIER, K. 1963. *Synthese, intrazellulärer Transport, und Abbau von Ribonukleinsäure in Ovar der Stubenfliege Musca domestica*. J. Cell. Biol. 16: 436-449.
- BONHAG, P. F. 1958. *Histological and histochemical studies on the ovary of the American cockroach Periplaneta americana (L.)*. Univ. of Calif. Publ. Entomol. 16: 81-124.



- BONNER, J. 1959. *Protein synthesis and control of plant processes*. Amer. J. Bot. 46: 58-62.
- BYERS, T. Y., PLATT, D. B. and GOLDSTEIN, L. 1963. *The cytonucleo-proteins of amebae*. J. Cell. Biol. 19: 453-466.
- DUTKY, S. R., THOMPSON, J. V. and CANTWELL, G. E. 1962. *A technique for raising the greater wax moth (Lepidoptera: Galleriidae)*. Proc. Entom. Soc. Wash. 64: 56-58.
- EDSTRÖM, J. E. 1960. *Composition of ribonucleic acid from various parts of spider oocytes*. J. Biophys. Biochem. Cytol. 8: 47-51.
- FAVARD-SÉRÉNO, C. et DURAND, M. 1963. *L'utilisation de nucléosides dans l'ovaire du Grillon et ses variations au cours de l'ovogenèse*. Devel. Biol. 6: 184-205.
- FICQ, A. 1955. *Etude autoradiographique du métabolisme de l'oocyte d'Asterias rubens au cours de la croissance*. Arch. Biol. France Belg. 66: 509-524.
- GILSON, G. 1890. *La soie et les appareils séricigènes. I. Lépidoptères*. La Cellule. 6: 115-182.
- GUYÉNOT, E. 1917. *Recherches expérimentales sur la vie aseptique et le développement d'un organisme (Drosophila Ampelophila) en fonction du milieu*. Thèse Paris 330 pp.
- HARRIS, H. and WATTS, J. W. 1962. *The relationship between nuclear and cytoplasmic ribonucleic acid*. Proc. Roy. Soc. B. 156: 109-121.
- JACOB, F. and MONOD, J. 1961. *Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins*. J. Mol. Biol. 3: 318-356.
- LIMA-DE-FARIA, A. 1962. *Metabolic DNA in Tipula oleracea*. Chromosoma. 13: 47-59.
- PELLING, G. 1959. *Chromosomal synthesis of ribonucleic acid as shown by incorporation of uridine labelled with tritium*. Nature. 184: 655-656.
- PERRY, R. P. 1963. *Selective effects of actinomycin D on the intracellular distribution of RNA synthesis in tissue culture cells*. Exp. Cell. Res. 29: 400-406.
- PRESCOTT, D. M. and BENDER, M. A. 1963. *Synthesis and behaviour of nuclear proteins during the cell life cycle*. J. Cell. Comp. Physiol. 62: 175-194.
- RAMENSKAYA, G. P. 1962. *An autoradiographic study of protein synthesis in the cells of the fibroin portion of the silk gland in Bombyx mori*. Zhur. obsc. Biol. 23: 391-393.
- REICH, E., FRANKLIN, R. M., SHATKIN, A. J. and TATUM, E. L. 1962. *Action of actinomycin D on animal cells and viruses*. Proc. Nat. Acad. Sci. 48: 1238-1245.
- SIRLIN, J. L. 1960. *Cell sites of RNA and protein synthesis in the salivary glands of Smittia (Chironomidae)*. Exp. Cell Res. 19: 177-179.
- 1962. *The nucleolus*. Progr. Biophys. Biophys. Chem. 12: 25-66.



- VINCENT, W. S. and BALTUS, E. 1960. *A function for the nucleolus*. Biol. Bull. 119: 299-300.
- WOODS, P. S. 1959. *RNA and nuclear-cytoplasmic interaction*. Brookhaven Symp. in Biol. 12: 153-174.
- WYATT, S. S. 1956. *Culture in vitro of tissue from the silk worm Bombyx mori*. J. Gen. Physiol. 39: 841-852.
- ZALOKAR, M. 1961. *Ribonucleic acid and the control of cellular processes in « Control mechanism in cellular processes »*. Ed. D. M. Bonner, Ronald Press Co. 87-140.
- 1960a. *Sites of protein and ribonucleic acid synthesis in the cell*. Exp. Cell Res. 19: 559-576.
- 1960b. *Sites of ribonucleic acid and protein synthesis in Drosophila*. Exp. Cell Res. 19: 184-186.
-

## PLANCHE I

FIG. 2

Ovocytes de *Blatella germanica*, incubés dans  $H^3$  uridine pour 15 min. On voit les grains d'argent groupés au dessus des chromosomes plumeux.  
(4 mois) 500  $\times$ .

FIG. 3

Ovocytes de *Blatella germanica* incubés dans  $H^3$  uridine pendant une heure. On peut distinguer les amas radioactifs près de la surface du nucléole.  
(12 jours) 500  $\times$ .

FIG. 4

Ovocytes de *Blatella germanica* incubés dans  $H^3$  uridine pour 4 heures. Le nucléole est uniformément marqué et plus radioactif que le nucléoplasme.  
(7 jours) 500  $\times$ .

FIG. 5

Ovocytes de *Blatella germanica* incubé dans  $H^3$  uridine et actinomycine D (5  $\mu g/ml$ ) pendant 4 heures. Le nucléole est presque dépourvu de radioactivité.  
(7 jours) 500  $\times$ .

## PLANCHE II

FIG. 6

Ovaire de *Drosophila melanogaster* incubé dans  $H^3$  uridine pendant 4 min. L'ARN radioactif est trouvé seulement dans les noyaux des cellules nourricières et folliculaires. Noyau de l'ovocyte, peu coloré, sans radioactivité.  
(30 jours) 200  $\times$ .

FIG. 7

Ovaire de *Drosophila melanogaster* injectée avec  $H^3$  uridine depuis 16 min. L'ARN radioactive apparaît dans le cytoplasme des cellules nourricières.  
(17 jours) 200  $\times$ .

FIG. 8

Ovaire de *Drosophila melanogaster* injectée avec  $H^3$  uridine depuis 4 heures. L'ARN radioactif pénètre dans l'ovocyte. Les noyaux sont en train de perdre leur radioactivité. (7 jours) 200  $\times$ .

FIG. 9

Le noyau d'un ovocyte de *Drosophila* (même que fig. 7) montrant quelques grains d'argent au-dessus du granule chromatique (flèche).  
(17 jours) 500  $\times$ .

## PLANCHE III

FIG. 10

Ovaire de *Simulium vitatum* injecté avec  $H^3$  uridine depuis 4 min. Les noyaux des ovocytes chargés de l'ARN radioactif. (30 jours) 500  $\times$ .

FIG. 11

Ovaire de *Simulium* injecté avec  $H^3$  uridine depuis une heure. Les noyaux et le cytoplasme chargés de l'ARN radioactif. (30 jours) 500  $\times$ .

FIG. 12

Ovaire de *Simulium* injecté avec  $H^3$  uridine depuis 4 heures. Les noyaux sont en train de perdre leur radioactivité, le cytoplasme est radioactif. (3 jours) 500  $\times$ .

FIG. 13

Le noyau d'une ovocyte de *Simulium*, injecté avec  $H^3$  cytidine depuis 4 min, montrant l'absence de radioactivité au-dessus du granule Feulgen-positif situé près de sa surface. (30 jours) 500  $\times$ .

## PLANCHE IV

FIG. 14

Glande séricigène de *Malacosoma americana*, injectée avec  $H^3$  uridine depuis 4 min. L'ARN des noyaux seul est radioactif. (30 jours) 200  $\times$ .

FIG. 15

Glande séricigène de *Malacosoma americana*, injectée avec  $H^3$  uridine depuis 4 heures. Le cytoplasme est aussi fortement radioactif que les noyaux. (30 jours) 200  $\times$ .

FIG. 16

Glande séricigène de *Malacosoma americana*, incubée dans  $H^3$  uridine depuis 4 heures. Les noyaux sont plus marqués que le cytoplasme. (3 jours) 200  $\times$ .

FIG. 17

Glande séricigène de *Malacosoma americana* injectée avec  $H^3$  uridine depuis 24 heures. L'ARN est en train de disparaître des noyaux. (30 jours) 200  $\times$ .

## PLANCHE V

FIG. 18

Glande salivaire d'une larve de *Drosophila melanogaster*, injectée avec  $H^3$  leucine pour 4 min. La radioactivité des nucléoles est plus forte que celle du reste du noyau. Le cytoplasme est fortement radioactif. (2 jours) 500  $\times$ .

FIG. 19

Glande séricigène de *Malacosoma americana* incubée dans  $H^3$  glycine pendant une heure. Les noyaux sont presque dépourvus de radioactivité. La soie radioactive s'accumule à la surface du réservoir. (4 jours) 200  $\times$ .

FIG. 20

Glande séricigène de *Malacosoma americana* incubée dans  $H^3$  leucine pendant 1 heure. Les noyaux sont aussi radioactifs que le cytoplasme. En comparant cette figure avec la précédente, il faut se rendre compte que la radioactivité spécifique de la leucine était dix fois plus grande que celle de la glycine. (3 jours) 200  $\times$ .

## PLANCHE VI

FIG. 21

Glande séricigène de *Malacosoma sp.* incubée dans  $H^3$  uridine et actinomycine D (20  $\mu g/ml$ ) pendant 4 heures. La production de l'ARN est presque complètement inhibée (à comparer avec fig. 16). (3 jours) 500  $\times$ .

FIG. 22

Glande séricigène de *Malacosoma sp.* incubée dans actinomycine D (20  $\mu g/ml$ ) pendant 4 heures et après, dans  $H^3$  glycine pendant 1 heure. La synthèse et la sécrétion de la soie continuent (à comparer avec fig. 23). (3 jours) 500  $\times$ .

FIG. 23

Glande séricigène de *Malacosoma sp.* incubée dans la solution physiologique pendant 4 heures, et après, dans  $H^3$  glycine pendant une heure. (3 jours) 500  $\times$ .

---





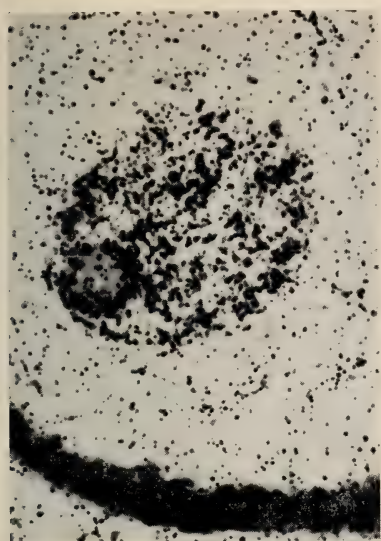


FIG. 2.

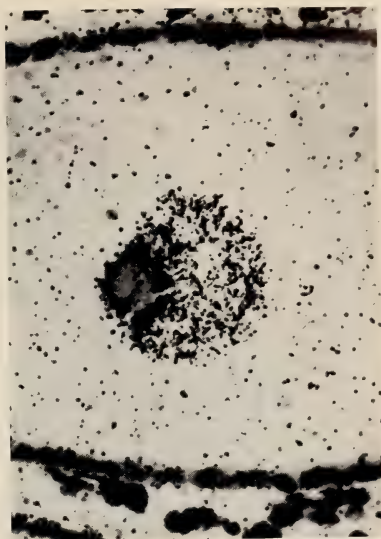


FIG. 3.

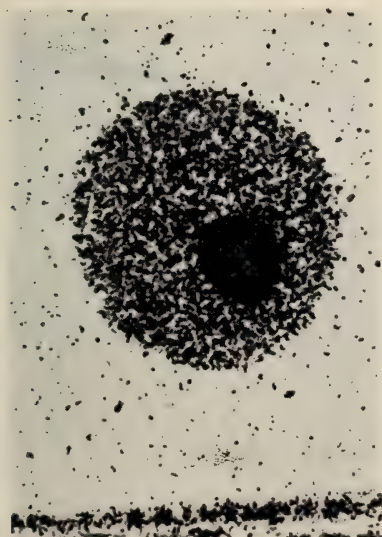


FIG. 4.

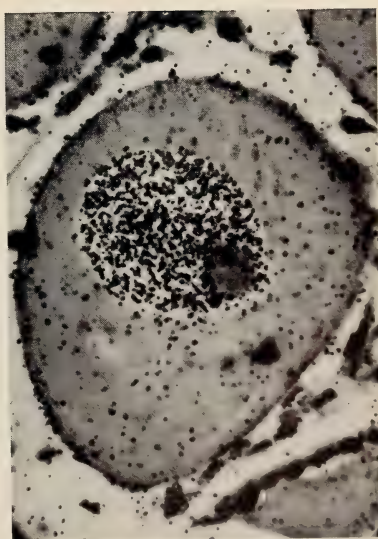


FIG. 5.

Voir légendes pp. 258-261.



FIG. 6.



FIG. 7.

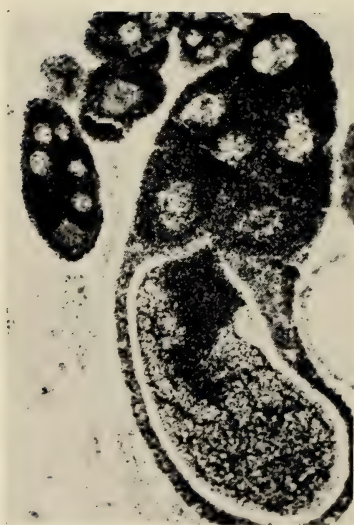


FIG. 8.

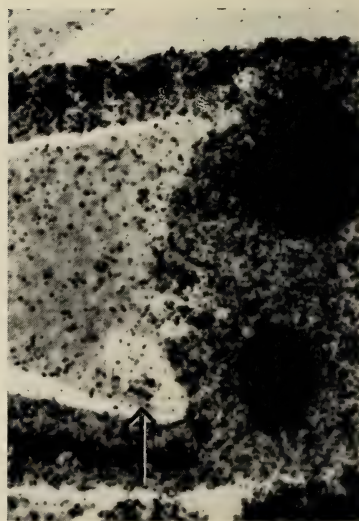


FIG. 9.



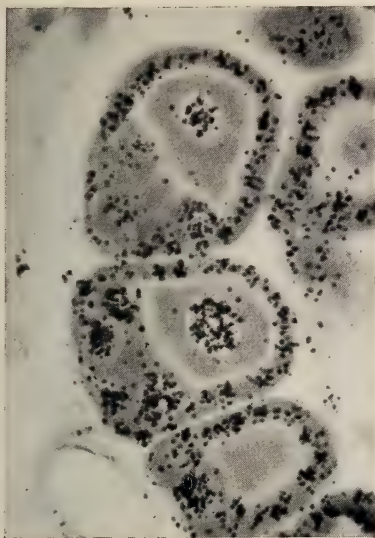


FIG. 10.

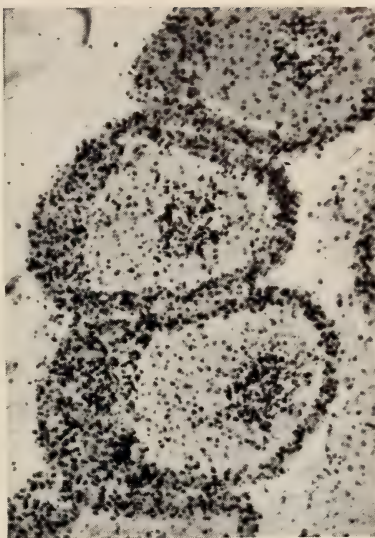


FIG. 11.

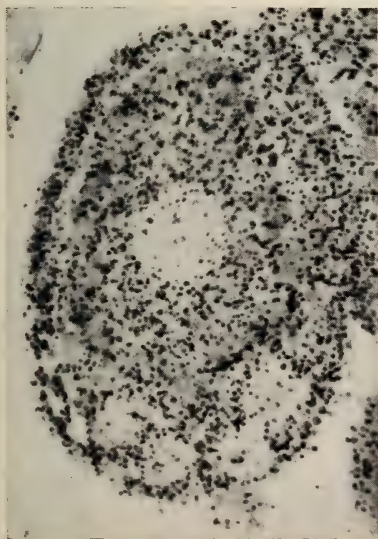


FIG. 12.

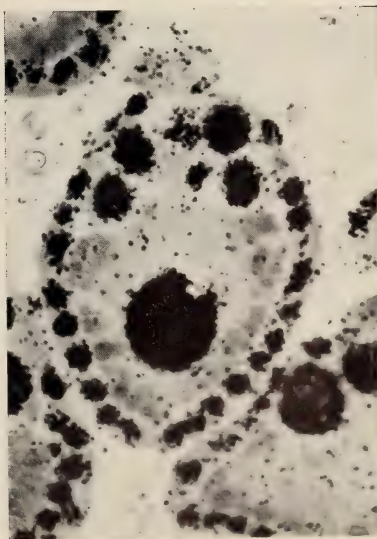


FIG. 13.



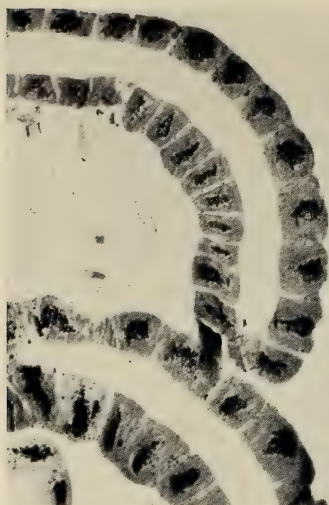


FIG. 14.



FIG. 15.



FIG. 16.

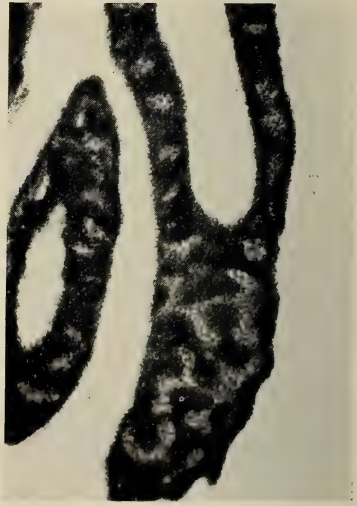


FIG. 17.



FIG. 18.



FIG. 19.



FIG. 20.



FIG. 21.



FIG. 22.



FIG. 23.

70.3498  
D  
Tome 72

Fascicule 2 (Nos 14-17)

Mai 1965

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

---

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1965





# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 72. En cours de publication

	Pages
N° 1. ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures . . . . .	1-34
N° 2. DALO, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches . . . . .	35-58
N° 3. GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICHÉRAL, J.-Cl. LACROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
N° 4. GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillaie</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
N° 5. LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigénèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
N° 6. MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figures dans le texte . . . . .	119-144
N° 7. MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
N° 8. PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au contraste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
N° 9. PONSE, K. Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figures en 8 planches . . . . .	171-186
N° 10. PORTMANN, Adolf und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähr-eiern bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ) Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	187-204
N° 11. SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
N° 12. WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
N° 13. ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75.—

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la Revue Suisse de Zoologie, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

# Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus

(*Pavo cristatus* L.)

von

**Heinz DURRER**

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln.

## INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
A. Einleitung . . . . .	266
B. Problemstellung und Aufbau der Arbeit . . . . .	267
C. Material und Methoden . . . . .	269
D. Grundlagen der Analyse und Einführung der Begriffe . . .	270
Morphologie der Feder . . . . .	270
Entwicklung der Feder im Blutkiel (neue Ansichten) . .	271
Isochronen und Isomorphen (Neudefinitionen) . . . .	276
E. Beschreibung des Musters der Augfeder des Pfaus . . . .	279
(Grundtypus und Modifikationen)	
F. Morphologische Beschreibung der Bauelemente der Augfeder (Grundtypus) und ihrer Bildung im Keim . . . . .	284
1. ANALYSE DES SCHAFTES . . . . .	284
11. <i>Bau</i> (Vergleich von Querschnittsbildern) . . . . .	285
12. <i>Erscheinungsbild und Funktion</i> (Form und Färbung) .	287
13. <i>Bildung im Keim</i> (Vergleich verschiedener Bildungs- zonen . . . . .	288

2. ANALYSE DER RAMI (Ramus Nr. 10, 75) . . . . .	295
21. <i>Bau</i> (Vergleich von Querschnitten aus Augzone und Mittelteil) . . . . .	295
Erscheinungsbild . . . . .	298
Bildung im Keim (Histologie der Leistenentwicklung; Verlauf der Isomorphen zu verschiedenen Zeit- punkten der Federbildung) . . . . .	298
22. <i>Schaft-Ast-Rate</i> (Vergleich der Kurven) . . . . .	304
Erscheinungsbild . . . . .	308
23. <i>Länge der Äste</i> (Vergleich verschiedener Modifika- tionen) . . . . .	308
Diskussion des Erscheinungsbildes . . . . .	310
24. <i>Bestimmung der Astanzahl und Dichte im Keim</i> (neue Ansichten der Differenzierungsprozesse im Kra- gen) . . . . .	310
Serie C: Mittelteil . . . . .	310
Serie B: Augzone . . . . .	312
Serie A: Federspitze . . . . .	314
Vergleich der Bildungszonen (unterschiedliche Wachs- tumsgeschwindigkeit) . . . . .	315
25. <i>Gabelung und Einschalttrami</i> (Morphologie und Bil- dung im Keim) . . . . .	319
3. ANALYSE DER RADIIEN . . . . .	320
31. <i>Vergleich der Formen</i> . . . . .	321
311. Radien am Ramus Nr. 10 (Augzone) . . . . .	323
Ontogenese der Radien in der Augzone (Ver- gleich der Leisten) . . . . .	326
312. Radien des Ramus Nr. 75 (Mittelteil) . . . . .	331
Bildung der Radien der Mittelzone im Keim . . . . .	333
313. Formvergleich auf der O-Isochrone . . . . .	333
Vergleich der Leisten auf der O-Isochrone im Keim . . . . .	337
314. Vergleich der Radien im Augbezirk einer weissen Pfauenfeder . . . . .	339
32. <i>Dichte und Länge der Radien</i> . . . . .	341
321. Dichte und Länge der Radien am Ramus Nr. 10 Produktkurve . . . . .	341
Diskussion . . . . .	343
322. Dichte und Länge der Radien am Ramus Nr. 75 Produktkurve . . . . .	346
Diskussion . . . . .	347
	348

323.	Dichte und Länge der Radien auf der O-Isochrone . . . . .	349
	Produktkurve . . . . .	350
	Diskussion . . . . .	351
33.	<i>Frassspuren</i> (Morphologie, Entstehung im Keim) . .	352
34.	<i>Stellung der Radien</i> (Torsion, Winkel: Ramus-Radius) .	354
35.	<i>Färbung der Radien</i> . . . . .	355
	351. Makroskopische Betrachtung der Feder . . . .	356
	352. Farben der einzelnen Radien . . . . .	357
	353. Verlauf der Farbgrenzen auf den Radien . . .	358
36.	<i>Erklärung der Schillerstruktur</i> . . . . .	359
	361. Elektronenmikroskopischer Befund an Radienschnitten (Querschnitt und Längsschnitt) .	360
	362. Physikalische Erklärung der Interferenz am Gitter der Aussenzone . . . . .	363
	363. Erklärung der Farben des Augmusters . . . .	367
	364. Diskussion der Erscheinung (Vergleich mit andern Schillerstrukturen) . . . . .	370
	365. Bildung der Schillerstruktur im Keim . . . .	372
	Einlagerung der Melaninkörner . . . . .	373
	Verhornung der Radien (Isomorphen-Verlauf bestimmt Augfelder) . . . . .	375
4.	LÄNGENWACHSTUM DER FEDER WÄHREND DER REGENERATION . . . . .	382
41.	<i>Zeitlicher Ablauf der Mauser und der Regeneration</i> .	332
42.	<i>Verlauf der Wachstumskurve</i> . . . . .	384
43.	<i>Wachstum während der Bildung der Federspitze und des Augmusters</i> . . . . .	386
5.	ÜBERBLICK ÜBER BAU UND BILDUNG DER AUGFEDER . .	388
	51. <i>Aussenzone</i> . . . . .	392
	52. <i>Randstreifen</i> . . . . .	393
	53. <i>Augfelder</i> . . . . .	394
	54. <i>Mittelteil</i> . . . . .	395
	55. <i>Dunenteil</i> . . . . .	396
	56. <i>Modifikationen</i> . . . . .	396



G. Zusammenstellung der allgemeinen Probleme der Federbildung . . . . .	397
H. Diskussion der Ergebnisse . . . . .	400
J. Zusammenfassung . . . . .	405
Résumé . . . . .	407
Summary . . . . .	407
K. Literaturverzeichnis . . . . .	408
Text zu den Tafeln . . . . .	410

## A. EINLEITUNG

Das Prachtgefieder des Pfau (*Pavo cristatus* L., *Pavo muticus* L.) gehört zu den schönsten optischen Erscheinungen im Tierreich. DARWIN (1871) beschäftigte sich eingehend mit der Entstehung und Wirkung dieses Erscheinungsbildes. Für ihn galt der Vergleich mit verwandten Formen, die ebenfalls dieses eigenartige Augenmuster zeigen (Pfaufasan, Argusfasan), als Schlüssel für das Verständnis der evolutiven Entstehung. Dabei hat die geschlechtliche Zuchtwahl mit Selektion der Schönsten zu diesem Muster geführt. Seither versuchte ZUR STRASSEN (1935) diese plastisch wirkenden Augflecke als „Körnerbild“ in ihrer Wirkung auf die Hennen zu deuten. Die moderne Verhaltensforschung zeigt bei der Erklärung der Balz der Phasianiden (SCHENKEL, 1956, PORTMANN, 1960), dass der farbenprächtigen Ausgestaltung mit Augfedern im Ritual der Balz neben vielen andern Momenten nur eine — vielleicht sogar geringe — Rolle zukommt, auf die im Falle des weissen Pfau verzichtet werden kann. PORTMANN (1948 u. ff.) weist in verschiedenen Arbeiten darauf hin, dass die optische Ausgestaltung der Tiere weit über das funktionell Geforderte hinausgehen kann und als spezielles Phänomen der Erscheinung betrachtet werden muss. Unter dem Begriff der Selbstdarstellung wird die optische Ausstattung der Organismen verstanden, welche als das Erscheinungsbild der Arten mit hohem Eigenwert angesehen werden kann.

Diese Fragmente aus der wissenschaftlichen Diskussion zeigen deutlich, wie sehr die prächtige Musterung der Augfeder des Pfau die Forscher bis zur jüngsten Zeit beschäftigt hat. Es ist daher

erstaunlich, dass bisher noch keine genaue Analyse der Augfeder vorliegt. Einen ersten Schritt in dieser Richtung bedeutet die Studie von ESTHER SAGER (1955). Sie beschreibt die Augmuster der Federn des Radbezirkes, wobei ihr die Darstellung der verschiedenartigen Federn der Oberschwanzdecken als Modifikationen eines Grundmusters mit optimaler Ausgestaltung des Auges gelingt. Als Träger der Verarmung des Grundtypus werden Feldgradienten angeführt.

Auf dieser Grundlage aufbauend wird in der vorliegenden Arbeit der Bau einer Augfeder so genau als möglich beschrieben. Dabei sollen die Formen des prächtigen Musters auch als sichtbares Ergebnis der Bildung im Federkeim erscheinen. Wir wollen jede Struktur dieser Feder als Resultat von Formungsprozessen eines Ringes von Ectodermgewebe der Haut darstellen.

Herrn Prof. A. PORTMANN, unter dessen Leitung diese Arbeit in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel entstanden ist, möchte ich recht herzlich danken für viele wertvolle Anregungen und Unterstützungen bei der Forschungsarbeit sowie bei der Beschaffung des Materials.

Die Untersuchungen der Schillerstruktur wurden im Labor für Elektronenmikroskopie der Universität Basel durchgeführt, wobei ich Herrn W. VILLIGER danken möchte. Präparationsmethodik und die elektronenmikroskopischen Aufnahmen sind unter seiner Leitung entstanden.

Für die Haltung der Pfauen stellte der Tierpark Lange Erlen grosszügigerweise Voliären zur Verfügung. Dem Verwalter, Herrn FEUZ, bin ich für viele Hilfeleistungen zu grossen Dank verpflichtet.

## B. PROBLEMSTELLUNG UND AUFBAU DER ARBEIT

Zur Erklärung der Bildung der Augfeder stehen uns vier Möglichkeiten offen:

1. Die Grundlage bildet die vergleichende Morphologie der Bauelemente der Augfeder. Dabei können Grad der Differenzierung, Pigmentierung usw. verglichen werden und wesentliche Aufschlüsse über die Verschiedenartigkeit der Bildungsprozesse ermöglichen.

2. Die Bildung der Augfeder im Blutkiel, wobei die Erscheinungen bei der Differenzierung der Federelemente durch histologische Analyse des Keims betrachtet werden müssen.
3. Die Ontogenese der Augfeder durch Vergleich der 3 Juvenilgefiedersukzessionen (Prachtgefieder erst im 3. Jahr). Natürliche Übergangsformen zum Prachtgefieder oder durch Rupfungen zwischen den Mausern erreichte, ergeben weitere Einblicke in die Entstehung des Augmusters. Dabei erscheint die Bildung der Augfeder im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Reife des Tieres.
4. Die innersekretorische Steuerung der Wachstums- und Farbeinlagerungsvorgänge im Federkeim, die zur Augbildung führen. Durch experimentelle Eingriffe (Hormone, Lang-Kurz-Tag, usw.) können diese Prozesse verändert werden. Dadurch gelingt es Einblicke in die innern und äussern Umstände zu erhalten, die als Steuerungsmechanismen zu diesem reichen Muster führen oder es im Falle der Henne verhindern.

Aus diesen Untersuchungsmöglichkeiten, welche alle ausgewertet wurden, sollen hier, um den Rahmen der Arbeit nicht zu sprengen, nur die beiden ersten dargestellt werden. Der Beschreibung der Federelemente wird die Bildung im Keim gegenübergestellt. Daraus ergibt sich der folgende Aufbau unserer Analyse:

- Die Grundlage der Untersuchung bildet eine genaue Kenntnis aller Formelemente mit den farberzeugenden Strukturen, die zum Erscheinungsbild der Augfeder beitragen. Unsere Beschreibung der Feder folgt dem Bildungsgeschehen im Keim. Wenn wir die Elemente in ihrer Sukzession von der Spitze zur Basis und auf gleichem Niveau nebeneinander vergleichen, wird es möglich, Schlüsse auf die Bildungsvorgänge im Keim zu ziehen.
- Durch genaue histologische Analyse des Keims können alle Vorgänge lokalisiert werden, welche an der Ausformung der Federelemente beteiligt sind. Es wird dabei nötig sein, zuerst eine neue Auffassung dieser Formungsprozesse und ihrer Dynamik zu geben, welche im Verlauf der Untersuchung

gewonnen werden konnte. Die bisherigen Darstellungen der Vorgänge im Blutkiel beruhen meist auf den Schriften der Schule von Chicago (JUN, FRAPS, LILLIE, 1936 u. ff.), welche verschiedene Male besonders von ESPINASSE (1939) angezweifelt wurden. Es kann in dieser Arbeit keine eingehende Diskussion mit den bestehenden Theorien durchgeführt werden; sie sind jedoch im Widerspruch zu unseren histologischen Befunden im Keim.

Jedes Kapitel gliedert sich somit in zwei Teile: Einem genauen Vergleich des Federbaus und einer Analyse des Bildungsortes der Elemente. Dies erscheint vorerst als Erschwerung des Verständnisses, doch beide Teile fordern sich gegenseitig. Es ist keine Untersuchung der Entstehungsvorgänge im Keim möglich, wenn nicht das Endprodukt, die verhornte Feder, genau bekannt ist. Andererseits können viele Formvarianten der Federelemente nur richtig verstanden werden, wenn wir die Verschiedenheit der Bildungsvorgänge im Keim kennen. Die beiden Komponenten befruchten sich auch gegenseitig und ermöglichen neue Schlüsse, die aus der Analyse eines Teils schwer zu erarbeiten wären. So gibt uns die genaue Kenntnis der Bauelemente der Feder nicht nur Probleme für den Bildungsort im Keim, sondern ihr Vergleich zwingt auch schon Verschiedenheiten im Entwicklungsgeschehen zu fordern.

Wenn es gelingt, das komplizierte Gebilde der Augfeder als Differenzierungen eines dauernd wachsenden Ectodermrings darzustellen und die Prozesse aufzuzählen, welche die Formen mitbestimmen, so wäre ein Teil der wissenschaftlich möglichen Erklärung eines solchen Musters geleistet. Dabei soll die Klärung aller Vorgänge im Keim keineswegs das Hauptziel sein, auch wenn viele Versuche eines funktionellen Verstehens gemacht werden. Die Analyse des Musters und die Beschreibung seines Bildungsortes bleiben im Vordergrund.

## C. MATERIAL UND METHODEN

Für die Untersuchungen sind insgesamt 17 Pfauen (davon 4 ♀) gehalten worden. Ausser 2 adulten Hähnen wurden alle andern aufgezogen bis zur Geschlechtsreife. Die Tiere stammen aus dem



Zoologischen Garten Basel, dem Tierpark Lange Erlen und von einem privaten Züchter in Jeginstorf. Ein Pfau war weiss, die andern naturfarben (blau), und vom Zoologischen Garten wurden uns drei Teilalbino mit teils weissen, teils farbigen Augfedern überlassen.

Zur Analyse der Federn wurden die Methoden von JUHN und FRAPS (1936 u. ff.) in abgewandelter und ausgebauter Form übernommen. Die Schnitte für die histologische Untersuchung des Keims wurden in Stearin-Paraffin (3:1) oder Watermans-Wax eingebettet und verschieden gefärbt. Für die Differenzierung der Teile genügt eine Haemalaun-Orange G-Färbung; um die Verhornung zu verfolgen wurde nach CAJAL eine Färbung mit Magentarot und Pikroindigocarmin verwendet, noch besser eignete sich die Vierfarbenfärbung von MILLOT.

Die Präparation für die elektronenoptische Untersuchung ist unter der Leitung von W. VILLIGER im Labor für Elektronenmikroskopie der Universität Basel durchgeführt worden und soll in einer späteren Arbeit publiziert werden.

Wenn für eine Analyse eine spezielle Methodik herangezogen wird, so ist sie in dem entsprechenden Kapitel beschrieben.

#### D. GRUNDLAGEN DER ANALYSE UND EINFÜHRUNG DER BEGRIFFE

Die Basis unserer Analyse bildet die Federmorphologie sowie die Entwicklung der Feder im Keim. Um Klarheit zu schaffen, sollen hier alle Begriffe und Grundvorgänge dargestellt werden:

##### MORPHOLOGIE DER FEDER.

Die Begriffe der Federmorphologie, welche verwendet werden, sind in Fig. 1 angegeben. Die Ausdrücke in Klammern bedeuten die Entsprechungen in *englisch* (kursiv) und *französisch* (normal). Unsere Beschreibung wird durch die drei Hauptelemente der Feder gegliedert: den Schaft, welcher die Hauptachse darstellt, die Äste oder Rami, die gefiedert am Schaft ansetzen und die Verzweigungen 3. Ordnung, den Radien oder Ästchen.

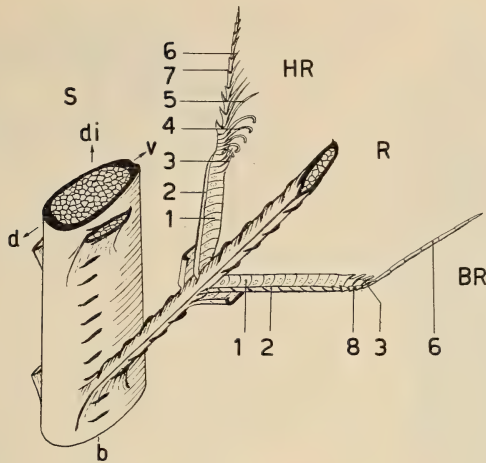


FIG. 1.

Bezeichnung der Federteile: deutsch (*englisch*, *französisch*).

S = Schaft, Rhachis (*shaft*, *rhachis*)

A = Ast, Ramus (*barb*, *barbe*)

R = Radius, Ästchen, Strahl (*barbule*, *barbule*)

HR = Hakenradial, distale R.

BR = Bogenradial, proximale R.

1. Basallamelle (*base*, *lamelle inférieure*, *basale*)

2. Dorsale Kante (*flange*, *arête axiale*)

3. Ventrale Zähne (*ventral teeth*, *dents ventrales*)

4. Hamulus, Häkchen (*hooklets*, *hamulus*)

5. Ventrale Fortsätze (*ventral cilia*, *cils ventraux*)

6. Pennulum (*pennulum*, *pennulum*)

7. Dorsale Fortsätze (*dorsal cilia*, *cils dorsaux*)

8. Arretierungszähne (*dorsal spines*, *épines dorsales*)

d = dorsal

v = ventral

b = basal, proximal

di = distal, terminal

## ENTWICKLUNG DER FEDER IM BLUTKIEL.

Nach jedem Verlust einer Feder wird am Grunde des tief in der Haut versenkten Follikels eine Ectodermpapille aktiviert. Dieses Gewebe stülpt sich aus zu einem zylindrischen Gebilde, dem Blutkiel. Nach aussen verhornt das Ectoderm zur schützenden Hornscheide, währenddem es sich nach innen in die Elemente der Feder differenziert. Der Innenraum dieses Zylinders ist erfüllt von Mesoderm, der sogenannten Pulpa, welche viele Blutgefäße enthält, die dem Stoffwechsel der wachsenden Feder dienen.

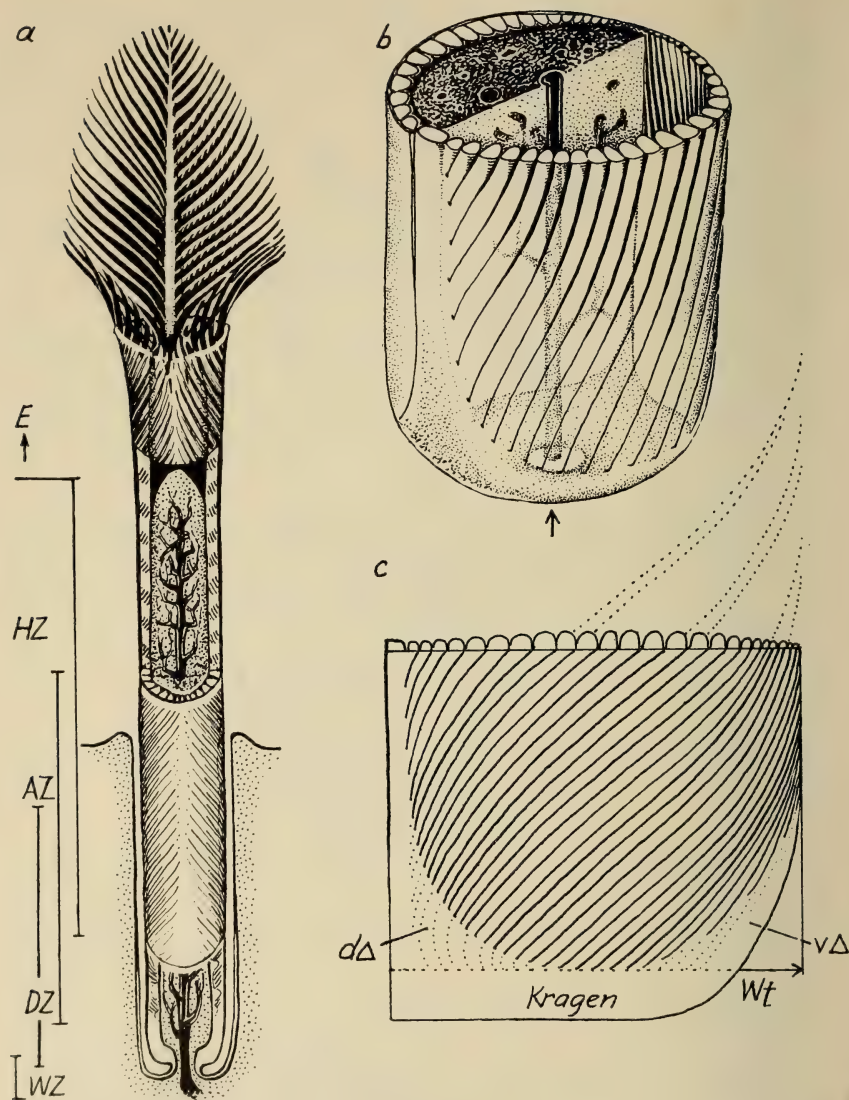


FIG. 2.

Entstehung einer Konturfeder.

a = Der Federkeim als Ganzes, in der oberen und untersten Partie angeschnitten; b = Wachstums- und Differenzierungszone, der Pfeil bezeichnet den Umbilicus; c = Wand des Keims von b halbiert und ausgebreitet, um die Leistenbildung zu zeigen;  $d\Delta$  und  $v\Delta$  = Dorsales und ventrales Dreieck (Erklärung und übrige Bezeichnungen im Text).  
 (Zeichnung von E. SANDMEIER).

Versuchen wir zuerst die Bildungsprozesse, welche das Ectodermgewebe durchläuft, zu trennen (Fig. 2a).

Am Grunde des Keims liegt um den Nabel (Umbilicus) ein Ring von undifferenziertem Ectoderm, der Kragen (collar, LILLIE und JUHN). Wir können dieses Gebiet als die Wachstumszone (WZ) des Keims bezeichnen, denn nur hier wird stets neues Gewebe gebildet, wodurch der Zylinder des Blutkiels langsam aus dem Follikel herausgeschoben wird. Durch die intensive Zellvermehrung in dieser Zone wird nicht nur das axiale Wachstum des Keims erreicht, sondern auch ein Dickenwachstum des Kragens (tangentielle Wachstumskomponente). Um sich im kreisrunden Querschnittsbild orientieren zu können, wurden entsprechend der Lage einer Feder im Rücken des Vogels die Bezeichnungen dorsal und ventral eingeführt.

Als erster Differenzierungsvorgang werden im Ectoderm Leisten gebildet. Noch während des Dickenwachstums schnüren sich

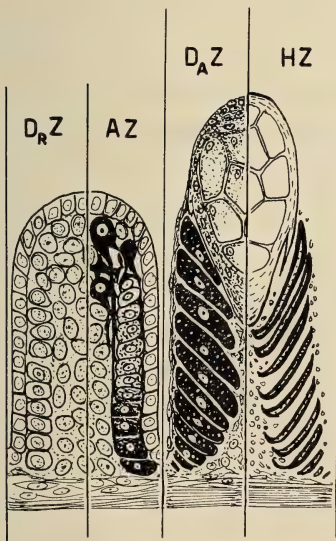


FIG. 3.

Entwicklung einer Leiste.

DrZ = Differenzierungszone der Radienzellen

AZ = Ausgestaltungszone (Melanineinlagerung schwarz)

DAZ = Differenzierungszone des Astes

HZ = Verhornungszone

Gewebeteile ab, aus denen später die Radien und danach die Äste geformt werden. In jeder Leiste differenzieren sich zwei Radiogensäulen und gegen das Zentrum zu der Ramogenteil (Fig. 3). Diese Vorgänge der Differenzierungszone (DZ) erstrecken sich zeitlich und räumlich über grosse Strecken im Keim. Erst spät



wird im dorsalen Gebiet der Federanlage der Schaft aus noch undifferenziertem Gewebe gebildet. Die Ausgestaltungszone (AZ) greift in sie hinein. Schon frühzeitig sind im Ramogenteil die Melanophoren aufgetreten und füllen durch lange Ausläufer die Radienzellen mit Melanin (Fig. 3). Auch Rot- und Gelbfarbstoffe können eingelagert werden, bevor die Entwässerung die Federteile in ihrer späteren Gestalt fixiert. In der Verhornungszone (HZ) hört die ernährende Mesodermpulpa auf; die Radienzellen werden abgeflacht (Fig. 3). Dabei gehen Zellkern und Zytoplasma verloren; Keratinfibrillen durchziehen die Federelemente und verbinden sie zu einer Einheit. Bei Ast- und Schaftanlage entstehen im Innern einer kompakten Hornhülle durch den Verlust des Zelleibes lufthaltige Markzellen.

Nun sprengen die Federelemente die schützende Hornscheide des Keims und entfalten sich in die Fahnenebene. Nach dem Entfaltungsprozess (E) bleibt die Feder konstant in ihrer Form und erfüllt je nach Bau ihre bestimmte Funktion wie Wärmeschutz, Flug und Erscheinung, bis sie durch die natürliche Mauser abgeworfen und erneuert wird.

Die Federbildung unterliegt während des axialen Wachstums mannigfaltigen Steuerungsvorgängen. Veränderungen der Wachstumsprozesse in der erzeugenden Zone beeinflussen die Anlage und die Ausgestaltung der Federteile. Melanophoren reagieren zudem autonom auf Stoffwechseleränderungen und Hormone. Der Wechsel dieser steuernden Einflüsse erzeugt bei einer wachsenden Feder Formen und Musterung in bestimmter Abhängigkeit. Es kann aus demselben Follikel je nach Jahreszeit oder Alter des Vogels eine völlig verschiedene Feder gebildet werden.

Die Entstehung der Federteile ist in verschiedenen Arbeiten schon beschrieben worden (DAVIES, 1889; STRONG, 1904; VILTER, 1935; LILLIE, JUHN, FRAPS, WANG, 1936 u. ff.; MONTALENTI, 1939; ESPINASSE, 1939), wir werden deshalb nur noch diejenigen Prozesse hervorheben, welche im Gegensatz zu den bisherigen Vorstellungen stehen oder zum Verständnis der Form der Federelemente notwendig sind.

In Hinsicht auf einen Vorgang haben unsere Untersuchungen jedoch eine völlig neue Ansicht gebracht, die hier kurz wiedergegeben werden soll. (Die histologischen Details sind in der Arbeit bei der Beschreibung der Bildungszonen (p. 310) angegeben.)

Die Differenzierungszone der Leisten muss die Schrägstellung der Äste ergeben und somit zur gefiederten Anordnung der Federelemente führen. Zur Erklärung ist von der Schule von Chicago (LILLIE, JUHN, FRAPS, 1936 u. ff.) die „Konkreszenz“-Theorie aufgestellt worden: Die ventral entstehenden Äste wandern während ihres Wachstums gegen den dorsalen Bereich des Keims und verschmelzen zur Schaftanlage. Diese Vorstellung sowie die einer unterschiedlichen Wachstumsrate des ventralen und dorsalen Bereichs sind später (1942) verlassen worden, wobei nunmehr dem Ast zum axialen Wachstum eine tangential Komponente zugerechnet wird... „its tangential growth, which is an added amount necessary to compensate for the tangential movement of the growing barb from its ventral point of origin to the rhachis. As axial growth is equal at all transverse levels of the cylinder, each barb must grow at a slightly greater rate than the rhachis...“ (LILLIE, 1942, p. 251). Die klassische Theorie, aufgestellt von DAVIES (1889), STRONG (1902/1903) und von ESPINASSE (1939) gegen die Konkreszenz-Theorie verteidigt, nimmt die schrägen Leisten als gegeben an. Nur durch axiales Wachstum der leicht schräg einsetzenden Ramusleisten umfasst die Astanlage den Pulpazylinder, wobei ihre Spitzen sich auf der ventralen Seite berühren, währenddem die Basisteile der Leisten am Schaft ansetzen.

Keine dieser Theorien erklärt jedoch die Bildung der Feder Spitze mit senkrecht verlaufenden Leisten. Zudem entspricht die Annahme eines ventralen Ursprungs der Leisten nicht den histologischen Untersuchungen am Blutkiel. So findet ZISWILER (1962) sogar einen dorsalen Beginn der Astdifferenzierung.

All dies bewegte uns zur genauen Überprüfung dieser Zone: Um die Vorgänge der Wachstums- und Differenzierungszone genau verfolgen zu können, wurden die Keimquerschnitte vollständiger Serien dorso-ventral aufgeschnitten und eine Hälfte in die Ebene abgerollt. Dadurch können die Leisten von ihrem Ursprung an verfolgt werden (Fig. 2b, c).

Die ersten Leisten werden stets im lateralen Bereich des Keims differenziert. Die Leistenbildung breitet sich allmählich nach dem dorsalen und ventralen Kragenabschnitt aus. So entsteht über dem Kragen ein dorsales und ventrales Dreieck ( $\triangle$ ) mit verzögerter Leistenbildung. Unsere Methode der Analyse zeigt nun

deutlich, dass während der verspäteten Differenzierung der Kragen besonders ventral noch weiter in die Dicke wächst. Durch dieses tangentielle Wachstum des Keims werden die Leisten im ventralen Gebiet entsprechend dem Dickenwachstum schräggestellt. Die Spitzen der Rami, die am Ende des ventralen Dreiecks gebildet werden, stehen, da das Dickenwachstum abgeschlossen ist, senkrecht; die Mitte der Äste, welche während intensivstem tangentialem Wachstum des Keims differenziert wurden, sind am stärksten schräggestellt. Im dorsalen Bereich des Keims würde eine rückläufige Bewegung der Leisten einsetzen; da jedoch der Dickenzuwachs hier gering ist, wirkt sich die Verzögerung der Ausbildung so aus, dass die allmählich senkrecht gestellten Leisten schliesslich an der Schaftanlage ansetzen. Während des axialen Wachstums des Blutkiels wird durch das Dickenwachstum des Keims und der verzögerten Leistendifferenzierung im ventralen und dorsalen Gebiet des Kragens ventral die Schrägstellung der Leisten und dorsal das Ansetzen der Astanlagen am Schaftprimordium erreicht. Treten diese Verzögerungen der Differenzierung ventral und dorsal nicht auf, so bleibt die Schrägstellung und der Ansatz der Leisten am Schaft aus. Es entstehen dadurch die senkrechten Äste der Federspitze, wo ohne dorsales Dreieck auch keine Schaftanlage gebildet wird.

Damit ist eine neue Erklärung der Entstehung der gefiederten Anordnung der Federelemente gegeben worden. Im Verlauf dieser Arbeit wird an entsprechenden Stellen diese Theorie durch Darstellung der Befunde genau belegt.

#### ISOCHRONEN UND ISOMORPHEN.

Für den Vergleich der Elemente der Feder auf Grund ihrer Bildung im Keim ist es wichtig, die Orte zu suchen, wo gleichzeitig derselbe Prozess sich abspielt. Für gleichzeitige Farbeinlagerung wurde von M. HARDESTY (1933) der Begriff der Isochrone eingeführt. LILLIE, JUHN und FRAPS (1936 u. ff.) definieren die C-Isochronen (collar-isochrone) als den Ort gleichzeitiger (und gleichstarker) Zellteilung in axialer Richtung (die frühere Definition als Ort gleichzeitiger Bildung der Teile erwies sich als falsch). Da das axiale Wachstum in einem geraden Keim über dem ganzen Querschnitt gleichmässig sein muss, liegen die C-Isochronen auf



horizontalen Niveaus über dem Kragen. Damit erfassen wir gleichaltes Gewebe in bezug auf das axiale Wachstum der Feder, die Gleichzeitigkeit betrifft den Ablauf der Federbildung. In der entfalteten Feder ist die C-Isochrone der Ort der Punkte mit gleicher Distanz von Schaft und Ast wie von Ramus und Vereinigung mit Schaft. Zeichnet (oder montiert) man die Rami senkrecht zum Schaft, so sind die C-Isochronen  $45^\circ$ -Linien (vergl. Fig. 48). Bei der Benennung der C-Isochronen wird die Isochrone durch den Schaftbeginn als O-Isochrone bezeichnet; die andern mit der Distanzzahl in Millimetern von der O-Isochrone (auf Ramus oder Schaft gemessen). Dabei werden die Isochronen über der O-Isochrone negativ, diejenigen unterhalb positiv benannt. Die Definition der O-Isochrone ist neu (bei FRAPS und JUHN verläuft die O-Isochrone durch die Spitze der ersten Rami), aber gerechtfertigt, weil dadurch die Federspitze in der Sonderart ihrer Ausbildung abgetrennt werden kann und der entscheidende Schaftbeginn als Norm dazu gilt. Die Veränderung des Apex der Feder führt nämlich zur Modifikation der Augfeder in den Bezirken (SAGER, 1955), zudem ist die O-Isochrone (durch den Schaftbeginn) die entscheidende Linie durch das Augmuster (grösste Ausbreitung) (Fig. 47). Bei Querschnitten durch einen Federkeim verläuft die Schnittfläche stets auf einer C-Isochrone, was einen einfachen Übertrag auf die verhornte Feder ermöglicht.

Die Ausdehnung des Begriffs der Isochrone zur Erfassung von Melanineinlagerung und Differenzierungsprozessen scheint uns irreführend. Unsere Beschreibung muss klar trennen zwischen Gleichzeitigkeit der Federbildung und gleichartigen Zuständen der Differenzierung. Bei den Gestaltungsprozessen kommen zum Ablauf des axialen Wachstums noch weitere Prozesse mit anderer raumzeitlicher Ordnung zur Wirkung. Diese Vorgänge treten nicht gleichzeitig auf dem ganzen horizontalen Niveau über dem Keim auf, sondern zeigen eine Verzögerung nach dorsal oder ventral. Durch das fortschreitende axiale Wachstum biegen die Kurven gleicher Differenzierungsstufen in diesen Gebieten aus, entsprechend einer vektoriellen Addition der beiden Komponenten (axiales Wachstum und Differenzierungsgefälle). Es ist für das Verständnis wichtig, diese so entstehenden verschiedenen Gleichzeitigkeiten scharf zu trennen. Dabei bewirken Farbeinlagerung und Differenzierung gleichartige Gestaltung im Keim und sind nur so zu er-



fassen. Die Verbindung dieser Punkte ergibt Linien der Gleichgestaltigkeit: wir nennen sie Isomorphen. So erreichen wir eine klare Trennung von den Isochronen, welche Gleichaltrigkeit des Gewebes bezeichnen, die Gleichzeitigkeit bezieht sich nur auf die Materialbildung während des axialen Wachstums des Federkeims. Wir werden in dieser Arbeit noch zeigen, dass der Verlauf der Isomorphen vom zeitlichen Ablauf des axialen Wachstums abhängt und verändert werden kann; damit geht nochmals hervor, dass dem zeitlichen Ablauf des axialen Wachstums eine übergeordnete Bedeutung zukommt.

Die Trennung zwischen der Gleichaltrigkeit des Gewebes vom zeitlichen Ablauf der Formungsprozesse innerhalb des Keims erfordert eine Neudefinition der Begriffe:

- Isochronen sind horizontale Niveaus über dem Keim und bezeichnen Gleichaltrigkeit des Gewebes in bezug auf axiales Wachstum (die C-Isochrone kann auf die Bildungszone im Kragen beschränkt werden). Vorangestellte Zahlen bedeuten Distanz in mm vom Schaftbeginn und zwar negativ für den Apex und positiv von der Schaftspitze basalwärts.
- Isomorphe ist die Verbindungslinie aller Orte gleichartiger Formungsprozesse im Keim.
- Den Isochronen weitgehend ähnlich (geringe Abweichungen im dorsalen und ventralen Bereich des Keims) verläuft die F-Isomorphe, welche die sogenannten Fehlstreifen (Ausfall der Radien oder Rami) bestimmt (vergl. Tafel I, Abb. 1).
- Die Linie gleichartiger Differenzierung der Federelemente ist die D-Isomorphe (differentiation-isomorphe). Dabei können DL für die Leisten, DA für die Äste, DR für die Radien als räumlich getrennte Linien gefunden werden (vergl. Fig. 3, Fig. 13).
- Als P-Isomorphe (pigmentation-isomorphe) bezeichnen wir die Verbindungslinie von Orten des gleichen Stadiums der Farbstoffeinlagerung.
- Bisher noch völlig unbeachtet blieb die Linie, welche die gleichartigen Stadien der Verhornung der Elemente angibt. Die

K-Isomorphe (keratinisation-isomorphe) wird jedoch zur Erklärung der Entstehung des Musters einen wichtigen Schlüssel liefern.

Alle diese Linien werden im Verlauf der Arbeit jeweils dort genau dargestellt, wo sie zur Analyse der Augfeder nötig sind. Mit Hilfe der Isochronen und Isomorphen kann der zeitliche Ablauf der Gestaltungsprozesse erfasst werden. Die Gesamtheit der Kurven im Keim wirkt wie eine Schablone, welche von der Feder bei ihrer Bildung langsam von unten nach oben durchlaufen wird. Die Geschwindigkeit des axialen Wachstums kann jedoch diese erzeugende Schablone selbst und nicht nur ihr zeitliches Durchwandern beeinflussen.

## E. BESCHREIBUNG DES MUSTERS DER AUGFEDERN DES PFAUS

Unsere Beschreibung basiert auf den Ergebnissen der Arbeit von E. SAGER, die hier zusammengefasst wiedergegeben werden. Es ist ihr gelungen, die verschiedenen Federtypen als abgeleitete Formen eines Grundtypus darzustellen.

### *Individuelle Kennzeichnung der Federn der Rückenflur (nach E. Sager).*

Das Feld der Oberschwanzdecken des Pfaus wurde in Längs- und Querreihen eingeteilt. So kann jede Feder nach der Stellung in der Rückenflur genau bestimmt werden. Die Querreihen wurden dabei mit römischen Ziffern, die Längsreihen mit arabischen Zahlen angegeben. Die mediane Längsreihe wird als Nr. 15 bezeichnet, die lateralste als Nr. 1. Die Körperseite ist durch Zusatz von r. (rechts) oder l. (links) vermerkt. Die caudalste Querreihe, deren mittlere Anlage auf der Medianlinie liegt, ist Nr. III, caudal folgt Nr. II, dann Nr. I, letztere kann auch fehlen. In cranialer Richtung steigen wir bis zu Querreihe XXI auf, die die vordere Grenze des Flurabschnittes bildet. Die Federn in der Rückenflur ändern sich je nach ihrer Lage im Feld. Die Bezirke, die einen relativ einheitlichen Federtyp besitzen, sind in der Arbeit von

E. SAGER in ihrer Stellung im Körper und im Rad dargestellt worden. Auf Grund des Musters und der Länge der Feder kann ihre Position in der Rückenflur bestimmt werden (Fig. 5).

*Beschreibung des Grundtypus (Fig. 4).*

Die Feder wird von der Spitze ausgehend in Richtung zur Basis beschrieben, wir folgen dabei dem Bildungsgang im Keim. Es können die folgenden Abschnitte unterschieden werden:

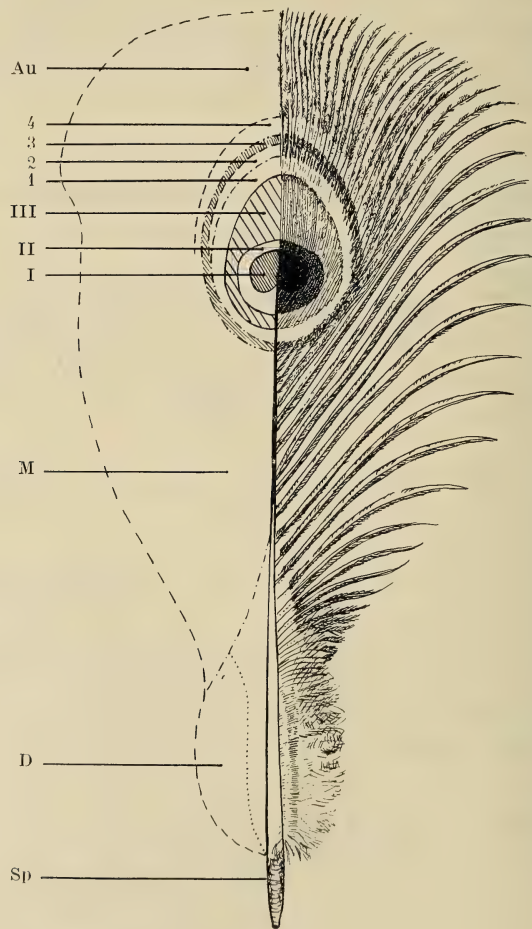


FIG. 4.

Grundtypus (O) der Augfeder (Erklärung im Text).

1. Randzone oder Aussenzone (Au): In lockerer Anordnung stehen die Äste fast parallel zueinander, je nach Lichteinfall variiert die Farbe von grün bis rotbraun. Als auffallendes Merkmal sind überall kleine Lücken in die Ausbildung der Radien eingestreut, die wie „Frasspuren“ aussehen. Die Färbung dieser Zone, das satte Grün, kann als Grundfarbe der Feder bezeichnet werden, denn sie tritt überall ausserhalb des Augmusters auf. Die lockere Randzone bezieht sich auf alle Spitzen der Rami, die am Aufbau des Auges beteiligt sind, vorerst jedoch noch keine geschlossene Fahne bilden und in leichtem Bogen abstehen.

2. Nur undeutlich voneinander abzutrennen liegen über den eigentlichen Augfeldern 4 Randstreifen: Die lockere Randzone verdichtet sich allmählich und geht in den grün-goldenen Randstreifen 4 über. Der Randstreifen 3 lässt sich mit der dunkelgrünen Färbung rings um das Auge aufzeigen und hebt das Augmuster aus der Federfläche heraus. Halbmondförmig schliesst sich der violette Randstreifen 2 an, gefolgt von dem grün-goldenen Randstreifen 1, der wiederum die Augfelder ganz umgibt.

3. Augfelder: Das eiförmig braune Augfeld III hebt sich deutlich von den Randstreifen ab. Es ist das äusserste der konzentrisch angeordneten Felder des Augmusters. Ebenfalls scharf abgegrenzt beginnt das türkisfarbene Augfeld II, das die Rami beinahe senkrecht schneidet. Nach kaum 2 mm setzt schon mit einem schwarzen Samtstreifen das im Grundton tiefblaue Augfeld I an. Im Zentrum des Augfeldes I beginnt der Schaft. Hier hat das Muster die grösste Breitenausdehnung erreicht.

Nun schliessen sich die Augfelder wieder gegen den Schaft zu. Dabei weist das Augfeld I eine Einbuchtung auf, so dass eine nierenförmige Gesamtgestalt entsteht. Die beiden andern Augfelder zeigen breitovale und eiförmige Umrisse.

4. Über den grün-goldenen Randstreifen 1 und den in seinen Grenzen undeutlichen dunkelgrünen Randstreifen 3, welche rund um die Augfelder verlaufen, geht die Feder über in den lockeren Mittelteil. Er beginnt mit einer fortschreitenden Auflösung der geschlossenen Fahne. Die Abstände der Ansatzstellen der Rami werden gross, so dass kein Kontakt zwischen den Ästen möglich ist. Zudem nimmt proximalwärts die Länge der Äste ab. Die



Basis der Rami ist nicht mehr mit Grünschiller ausgestattet, sondern zeigt hellbraune bis weisse Färbung. Die Radien gehen in Dunenstruktur über.

5. Der Dunenteil weist wieder sehr dichtstehende Äste auf. Die Länge der Dunenrami ist bei den einzelnen Federn der Rückenflur sehr verschieden. Wir erkennen eine deutliche Reduktion des Dunenteils, welche von cranial nach caudal fortschreitet und bis zu einem vollständig nackten Schaft führt. Wie E. SAGER feststellen konnte, treten zwischen diesen für Wärmeschutz nicht mehr tauglichen Federn spezielle Pelzdunen auf.

6. Die Spule (Calamus) muss die lange Feder in der Rückenhaut verankern und zeigt daher eine recht kräftige Ausbildung. Die Länge des etwas verbreiteten und durchsichtigen Schaftendes steht in direktem Verhältnis zur Federlänge. Im caudalen Teil, wo die Federn bis zu 150 cm lang werden, beträgt die Spulenlänge 5 cm und nimmt nach cranial ab bis zu 0,5 cm bei den 8 cm messenden kürzesten Augfedern.

#### *Modifikationen des Grundmusters.*

Da wir uns später auf die Beschreibung des Grundmusters beschränken, wollen wir hier kurz die Modifikationen in ihren Abweichungen wiedergeben (Fig. 5). (Auf die Zunahme der Länge der Federn von cranial nach caudal ist schon kurz eingegangen worden.)

1. Der Grundtypus, wie wir ihn beschrieben haben, ist im zentral gelegenen Bezirk O der Rückenflur zu finden (vergl. Fig. 4, Fig. 5; O).

2. Caudal schliessen die Augfedern mit Bruchrand an, die als Modifikation A bezeichnet wurden. Im Bereich des Randstreifens 4 zeigt sich allmählich eine Schwächezone in der Ausbildung der Rami und Radien, die zur vollständigen Bruchstelle wird, wobei diesen Federn die Aussenzone oberhalb des Auges fehlt (Fig. 5, A).

3. Den oberen Abschluss des Rades bilden die caudalsten Federn der Rückenflur, die kein Augmuster mehr tragen. Die

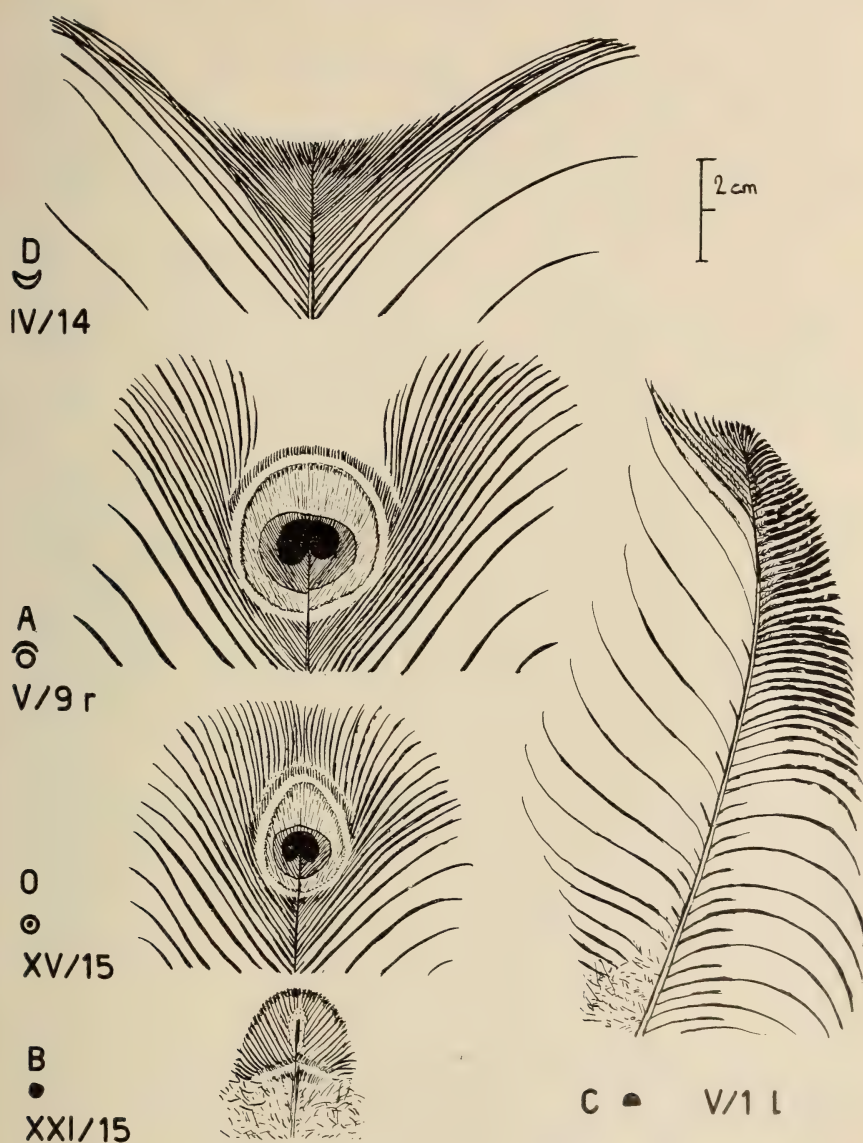


FIG. 5.

Modifikationen der Augfeder ( $\frac{1}{3}$  nat. Grösse).

D = Halbmocndfeder; A = Augfeder mit Bruchrand; O = Grundtypus;  
C = Lateralfeder; B = Goldschuppenfeder.

distalsten Äste sind entlang einer konkaven Linie verkürzt, dadurch entsteht die Halbmondfeder des Bezirks D (Fig. 5, D).

4. Auch cranial des Grundtypus O wird das Auge reduziert und die kurzen Goldschuppenfedern (Modifikation B) ausgebildet. Ein kleiner Rest des Augflecks III liegt in einer halb-kreisförmigen goldgelben Fläche, die distal durch einen schwarzen Samtrand abgegrenzt wird (Fig. 5, B).

5. Die Lateralfedern (Modifikation C) bilden im Rad den unteren Abschluss. Auch hier verschwindet das Auge allmählich, dafür werden auf der Lateralfahne intensiv grünschillernde und verlängerte Rami ausgebildet. Dieser sogenannte Fransenrand breitet sich auch gegen den sonst lockeren Medianteil der Feder aus und bildet dort eine geschlossene Fahne (Fig. 5, C).

Wir erkennen, dass jede Feder entsprechend ihrer Stellung auf der Rückenflur ein ganz spezielles Muster ausbildet. Hier sind nur die Grundtypen in ihren wesentlichsten Zügen wiedergegeben worden. Dabei muss noch die Asymmetrie je nach der Abweichung von der Medianlinie betrachtet werden. Steht eine Feder lateral der Medianlinie, so zeigt die Ausbildung der Augflecke (bes. Augfleck I) eine Asymmetrie, wobei die Augfelder auf der mehr lateralwärts gelegenen Hälfte der Fahne grösser ausgebildet sind (Fig. 5, A).

Für die weitere Analyse beschränken wir uns auf die Beschreibung des Grundmusters. Aus dem Bezirk O ist eine zentrale Feder herausgegriffen worden, welche das optimale Muster trägt, alle Elemente voll ausgeprägt zeigt und von durchschnittlicher Länge ist. Sie trägt die Positionszahlen XIV/14, ist 48 cm lang (bis zum Randstreifen gemessen), ihr Gewicht beträgt 0,55 Gramm.

## F. MORPHOLOGISCHE BESCHREIBUNG DER BAUELEMENTE DER AUGFEDER (GRUNTYPUS) UND IHRER BILDUNG IM KEIM

### 1. ANALYSE DES SCHAFTES.

Der Schaft (Rhachis) soll an den Anfang gestellt werden, weil er das Grundgerüst der gefiedert angeordneten Federteile bildet.



### 11. Bau.

Der Schaft beginnt im Zentrum des Augmusters, im Augfeld I. Erst dort treffen die zwei innersten Äste zusammen und laufen vereinigt als Schaftanlage weiter (vergl. Fig. 47). Der junge Schaft hat vorerst einen ähnlichen Bau wie die Äste. Eine harte Hornscheide (Cortex) umhüllt einen Innenraum, der mit lufthaltigen Markzellen ausgefüllt ist (Fig. 6 a). Die Hornhülle nimmt im Vergleich zu den Ästen rasch an Dicke zu, wodurch die nötige Festigkeit erreicht wird. Der Schaft vergrößert sich nicht durch ein Wachstum in die Breite, sondern es entsteht ein ovaler Querschnitt, welcher in der Höhe also dorso-ventral einen doppelt so grossen Durchmesser aufweist als in der seitlichen Richtung. Die Hornwand ist in diesem obersten Teil, wo der Schaft noch durch das Gebiet des Auges verläuft, durch Melaninkörner dunkel gefärbt (Fig. 6 a, b). Diese Färbung verschwindet ventral und bleibt nur an der dorsalen Kante stark ausgebildet.

Im Mittelteil beginnt der Schaft auch in die Breite zu wachsen. Der Querschnitt wird allmählich quadratisch (Fig. 6, e—f). Die Rami setzen noch wie im Gebiet des Augbezirks an den dorsalen Kanten des Schaftes an. Allmählich verschwindet auch die Braunfärbung, so dass der nun breite Schaft, dank den luftgefüllten Markzellen, in einem blendenden Weiss erscheint. Die enorme Volumenzunahme betrifft besonders den mit Markzellen angefüllten Innenraum, die Hornrinde ist kaum stärker geworden. Immernoch liegen die dicksten Stellen des Querschnitts an der dorsalen und ventralen Kante. Ventral beginnt sich mit der Verbreiterung eine Leiste zu bilden, die von zwei massigen Hornanschwellungen an den Kanten ergänzt wird (Fig. 6 g).

Im Dunenteil wird das Querschnittsbild allmählich breiter als hoch. Damit wandern die Ansatzstellen der Äste über die dorsalen Kanten gegen ventral zu. Die Verstärkung im ventralen Bezirk erreicht ihre maximale Ausbildung. Der Schaft nimmt hier bei einer Feder von 50 cm eine Breite von 3,5 mm und eine Höhe von 3 mm an. Damit bleibt für die Äste im Keim kaum noch Material übrig und sie werden reduziert. Bei den langen Federn der Bezirke A und D fallen die Dunenrami weg. Am Schaft ist nur noch eine Leiste mit kleinen Andeutungen der Äste zu sehen. Am Ende des Dunenteils wandern die Ansatzstellen der Rami



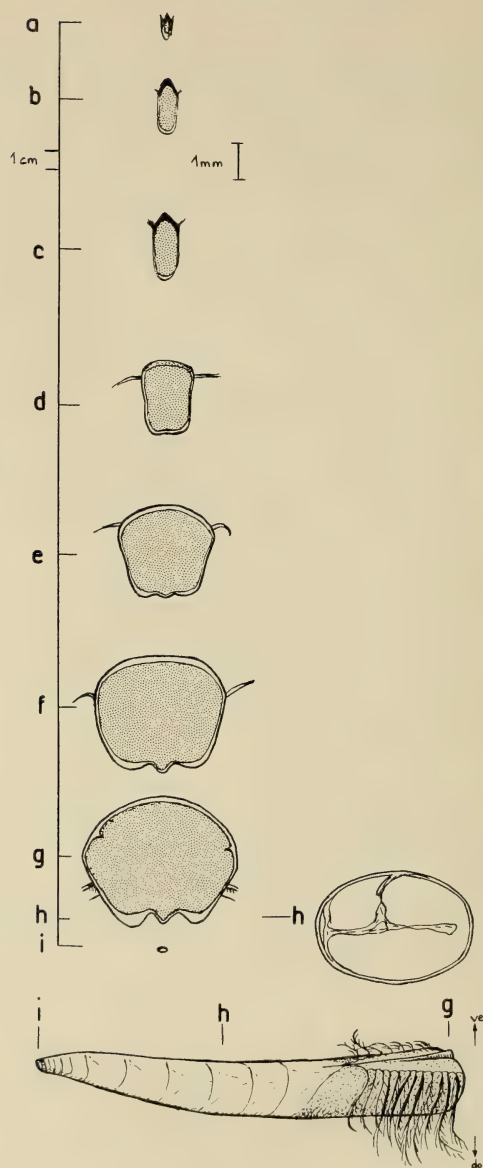


FIG. 6.

Schaftquerschnitte von apikal (a) bis basal (i); punktiert: Markzellen;  
 schwarz: Melanineinlagerung in der Hornrinde  
 (h = Schnitt durch Spule; i = Umbilicus; ve = ventral; do = dorsal)

gegen ventral und treffen sich dort vor dem Beginn der Spule. Ein Afterschaft wird nicht gebildet (Fig. 6 g, h).

Nun hört die Füllung des Schaftes mit Markzellen auf und es bleibt die Spule (Fig. 6 h) mit durchsichtiger Hornwand und einigen feinen Hornlamellen im Innern. Die Hornlagen verdichten sich gegen das Ende des Calamus. Im Spulenteil biegt der Schaft nach ventral zu aus. Am Ende bleibt eine kleine, kreisrunde Öffnung, in der die Papille steckt, jenes Gewebe, welches bei Ausfall oder Mauser reaktiviert wird und eine neue Feder nachschiebt (Fig. 6 i).

## *12. Erscheinungsbild und Funktion.*

Die Aufgabe des Schaftes als verbindender Teil aller Elemente besteht darin, der Feder die Festigkeit zu geben. So ist es nicht erstaunlich, dass bei Federn mit Flugfunktion eine grosse, feste Rhachis gebildet wird, während bei Dunen, die nur dem Wärmeschutz dienen, der Schaft wegfallen kann. Für die Schmuckfeder ergibt sich beim Pfau eine hohe Anforderung an die Festigkeit, denn erst das entfaltete Rad bringt die Pracht zur Geltung. Wenn die langen Federn nicht in der parabolspiegelähnlichen Ebene des Rades verblieben, wäre die Gesamtwirkung der Erscheinung vernichtet. Der Länge der Feder und ihrer Aufgabe als Strahl des Rades steht die enorme Schaftentwicklung gegenüber. Der Ausbildung der Festigkeit ist jedoch das Erscheinungsbild übergeordnet. Auch der Schaft ist in diese Funktion einbezogen. Im Augbild muss er versteckt werden. Die Schwarzfärbung der dorsalen Kante und die ovale Gestalt lassen den Schaft optisch verschwinden. Dabei wird auf die Festigkeit in der dorso-ventralen Ebene, also der Radebene, das Hauptgewicht gelegt. Der Bau ermöglicht seitliche Schwankungen, welche sich beim Radzittern als zusätzliches Phänomen auswirken. Sobald der Schaft durch kürzere Oberschwanzdecken verdeckt wird und dadurch aus der beim geschlagenen Rad sichtbaren Sphäre heraus ist, kann er seine volle Festigkeitsstruktur annehmen. Die Hornrinde, durch Leisten verstärkt und den Markzellen als leichteste Füllung, lässt keine Schwankungen mehr zu. Wird die Elastizitätsgrenze überschritten, so bricht die Feder plötzlich vollständig durch. Im Gebiet des Dunenteils benötigt der Schaft für seinen Aufbau soviel Mate-

rial, dass bei den längeren Federn keine Dunenrami gebildet werden können. Den verlorenen Wärmeschutz kompensieren jedoch besondere Pelzdunen, die zudem sicher eine Polsterfunktion ausüben. Ihre Anlage ist in der Arbeit von E. Sager schon genau beschrieben worden.

Der blendendweisse Schaft, der im Radbezirk der Augmuster nicht in Erscheinung treten darf, ergibt auf der Rückseite des Rades einen starken Effekt weisser Linien auf dem dunklen Untergrund. Die Verhaltensforschung (SCHENKEL, 1956; PORTMANN, 1960) hat gezeigt, dass die Rückseite im Ritual der Balz ebenfalls eine Rolle spielt. Das Zu- und plötzliche Wegdrehen des Rades wird als Stimulans besonders bei scheinbar „uninteressierten“ Hennen in steter Wiederholung eingesetzt. Dabei kommt der optisch völlig anderen Rückseite sicher eine grosse Bedeutung zu.

Die Diskussion über Funktion und Erscheinung des Schaftes hat eine wesentliche Komponente der Federanalyse klargestellt. Wir haben an diesem einfachen Teil zeigen können, dass die Erscheinung das oberste Prinzip bei der Gestaltung der Augfedern ist. Die anderen Funktionen der Feder wie Flug oder Wärmeschutz werden verdrängt. Dass die langen Oberschwanzdecken eher eine Behinderung der Bewegungsmöglichkeiten in der Luft und auf der Erde darstellen, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Die Erscheinung bringt zudem mit ihrer Anforderung an Stabilität bei den langen Federn sogar die Wärmeschutzfunktion zum Verschwinden.

### *13. Bildung des Schaftes im Keim.*

Es entspricht nicht den Vorgängen im Keim, wenn die Beschreibung der Schaftentstehung an den Anfang der Differenzierungsvorgänge gestellt wird, denn der Schaft ist das letzte der Federelemente, welches vom Ectodermring des Kragens ausgebildet wird. Doch der Vergleich der Schaftanlagen in ihrer Vielgestaltigkeit gibt schon wesentliche Hinweise auf die Faktoren, die das Ectodermgewebe zu verschiedenen Zeitpunkten beeinflussen.

So wollen wir den Bildungsort in vier Regionen (Niveaus) der Federbildung betrachten: vor dem Augbezirk, in dessen Zentrum,

nach dem Augmuster im Mittelteil und gegen die Dunenregion der Feder.

a) In der Aussenzone fehlt der Schaft. Der Keim bildet während langer Zeit (5—10 cm) keine Schaftanlage. Im dorsalen Bereich des Kragens werden senkrecht verlaufende Leisten differenziert, d.h. das dorsale Dreieck fehlt praktisch (vergl. Fig. 16, A).

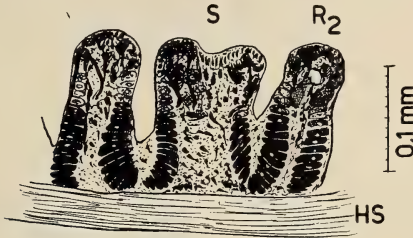


FIG. 7.

Schaftbeginn (O-Isochrone) im Keim.

S = Schaftanlage; R<sub>2</sub> = zweiter Ramus; HS = Hornscheide.

b) Im Zentrum des Auges stossen zwei Leisten am Ende des nun deutlichen dorsalen Dreiecks zusammen und bilden den Beginn des Schaftes, dessen Querschnitt sich noch nicht wesentlich von dem der Rami unterscheidet (Fig. 7). Mit der Vergrößerung des dorsalen Dreiecks bleibt ein stets breiter werdender Gewebeteil von der Leistenbildung ausgeschlossen. Dieses undifferenzierte Ectodermgewebe beginnt sich erst in der Ausgestaltungszone zur ovalen Schaftanlage zu entwickeln.

c) Verfolgen wir die Ausbildung des Schaftes zu Beginn des Mittelteils, wo eine ovale Schaftform gebildet wird (Fig. 8, a—c). Bis 10 mm über dem dorsalen Kragen bleibt das Ectodermgewebe undifferenziert. Nun beginnen sich die seitlichen Ränder aufzuwölben (b) und wachsen rasch zentralwärts (c). 20 mm über dem Kragen stossen sie in der Mitte zusammen (d); danach weitet sich die ganze Anlage zentralwärts und zugleich in die Dicke aus (e). Erst 27 mm über dem Kragen ist die Ausbildung des Schaftes beendet.

Die histologische Untersuchung der Differenzierungsvorgänge zeigt, dass vor der Wachstumsperiode das Stratum cylindricum schon eine beachtliche Hornschicht abgesondert hat (vergl. Fig. 19). Während den 10 mm Keimwachstum ist die Verhornung von



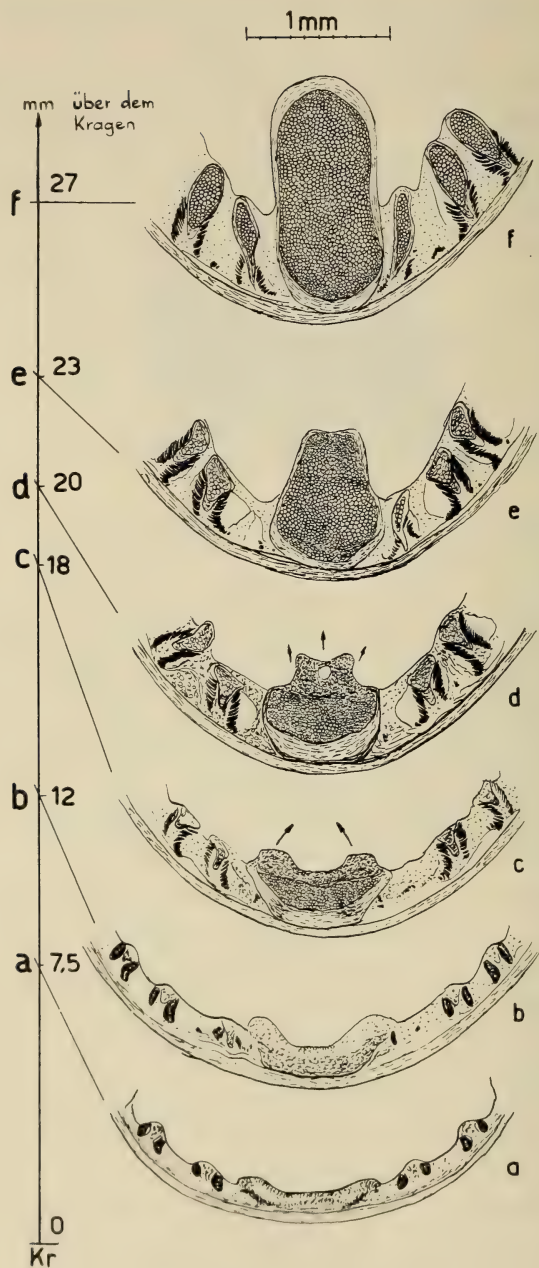


FIG. 8.  
Schaftentwicklung zu Beginn des Mittelteils (Serie C).  
b = (12 mm über dem Kragen) Beginn der Differenzierung  
des Schaftprimordiums; f = Verhornung beendet.

peripher nach zentral langsam vorsichgegangen und so entstand eine kompakte Hornlage, die spätere dorsale Kante des Schaftes. Nun verstehen wir auch, dass allein diese dorsale Kante Melanin enthalten kann, denn während der Ausgestaltungsperiode wird nur dieser Schaftteil differenziert. Durch das rasche Wachstum des Stratum cylindricum gegen das Zentrum des Keimes werden voluminöse Markzellen gebildet. Ihre Verhornung schreitet zentralwärts voran und erfolgt ohne Druck, so dass keine Abplattung der Zellen eintritt. Die lateralen Wände des Schaftes werden durch eine geringe Schicht verhornender kleiner Zellen der zentralwärts wachsenden Keimschicht aufgebaut und bleiben daher eine dünne kompakte Hornlage. Am Ende der Schaftbildung (Fig. 8 e) tritt eine Verlangsamung der Wachstumsvorgänge ein. Die Verhornung erfasst die kleinen Zellen, wodurch die kompakte und dicke Hornschicht der Ventralkante des Schaftes gebildet wird.

d) Schneiden wir einen Keim bei der Bildung des letzten Abschnittes des Mittelteils (Fig. 9), so zeigt sich uns auf 10 mm Höhe über dem Kragen ein ungegliedertes dorsales Ectodermgewebe, welches beinahe die Hälfte des Keims umfasst (Fig. 9 A). Daran schliessen nur wenige Leisten (6—12) an, währenddem das restliche ventrale Gebiet undifferenziert bleibt. Die seitlichen Ränder der grossen Schaftbasis beginnen nun rasch zentralwärts auszuwachsen, dabei legt sich aber das anschliessende Ectodermgewebe der Schaftanlage in Leisten, welche später wieder verschwinden. Erst 56 mm über dem Kragen treffen sich die seitlichen Wülste, wobei der Schaft nun fast das ganze Volumen der Federanlage ausfüllt (Fig. 9 B). Zum Schluss wächst in der Mitte der Ventralkante des Schaftes noch eine kleine Leiste aus, welche neben den massigen Hornanschwellungen der lateralen Ränder zur Festigung beiträgt.

Stellen wir die Ergebnisse der Bildung des Schaftes auf verschiedenen Niveaus im Keim zusammen:

1. Nach einem aussergewöhnlich langen schaftlosen Apex setzt die Schaftbildung im Augenzentrum ein. Halten wir noch einmal fest, dass das dorsale Dreieck erst von diesem Punkt an nicht völlig in die Leistendifferenzierung einbezogen wird. Es wird zu prüfen sein, wie weit dieser späte Schaftbeginn mit der Musterbildung im Zusammenhang steht.

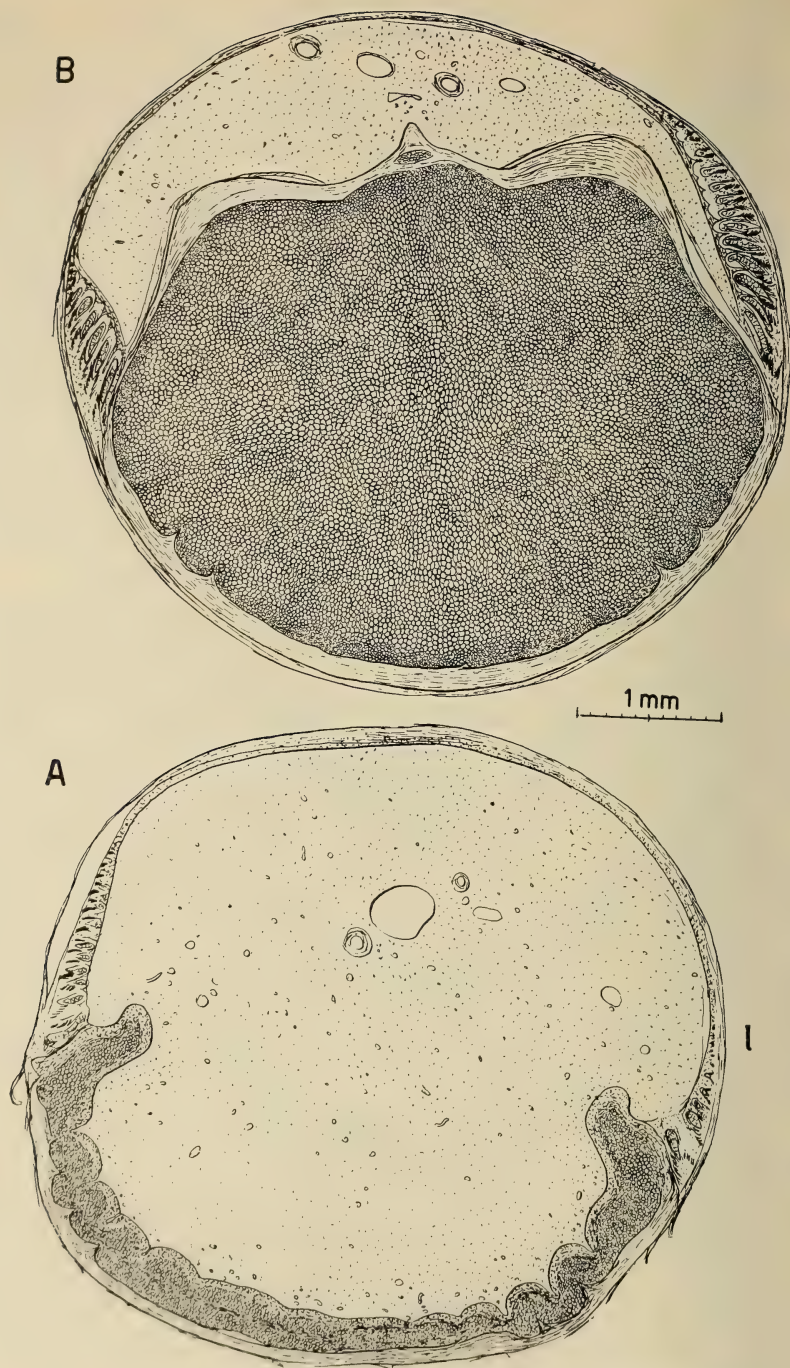


FIG. 9.

Schaftentwicklung in der Dunenregion.

A = Beginn der Differenzierung der Schaftanlage (18,5 mm über dem Kragen);

B = Abschluss der Verhornung des ausgewachsenen Schaftes  
(56 mm über dem Kragen).

(l = lateral im Keim, mit Astanlagen).



2. Bis 10 mm über dem Kragen bleibt das Ectodermgewebe undifferenziert. Durch die Grösse dieses Gebietes ist lediglich die Breite der dorsalen Kante des Schaftes bestimmt. Nur dort kann Melanin eingelagert werden, da dieser Teil während der Ausgestaltungszone schon angelegt ist.
3. Das Auswachsen der Schaftanlage ist im Mittelteil 27 mm über dem Kragen beendet. Zu Beginn der Dunenregion verläuft die Differenzierung des Schaftes bis auf ein Niveau von 56 mm über dem Keimbeginn. Die Verhornung ist im Mittelteil bei 30 mm, in der Dunenregion erst bei 60 mm über dem Kragen abgeschlossen, was einer enormen Verzögerung der Prozesse entspricht.

Wenn wir uns nochmals darauf besinnen, dass alle diese Bildungsvorgänge von demselben Follikel in zeitlicher Folge geleistet werden, so können aus der Verschiedenheit der Wachstums- und Differenzierungsprozesse Schlüsse auf diese Vorgänge im Keim gezogen werden. Der erzeugende Ectodermring (Kragen) unterliegt in zeitlichem Ablauf wechselnden Steuerungsfaktoren und formt jeweils ein entsprechend neues Schaftbild:

- a) Die Verschiedenheit der Ausbildung des dorsalen Dreiecks bestimmt die Breite des Schaftes. Tritt kein Gebiet auf, welches von der Leistendifferenzierung nicht erfasst wird, kann kein Schaft gebildet werden (Spitze bis Augzentrum). Bleibt viel, ja sogar das ganze Ectodermgewebe ohne Leisten-differenzierung, so breitet sich entsprechend die Schaftanlage aus. Im Falle der Bildung der Spule verhornt der gesamte Ectodermring undifferenziert. Suchen wir nach einer Erklärung, so lassen sich zwei Hauptgründe anführen:
  - Als erstes kann sich die Wachstumsgeschwindigkeit verändern. Wächst ein Keim sehr langsam, dehnt sich die Leistendifferenzierung von lateral bis dorsal und ventral aus. Wird das Wachstum beschleunigt, so bleibt ein grösser werdendes Gebiet von der Leistendifferenzierung ausgeschlossen und für die Schaftanlage verfügbar.
  - Als zweite Erklärungsmöglichkeit kann die Differenzierung des Gewebes in Leisten angeführt werden, welche während des



Federwachstums abnimmt. Inwieweit dieser Differenzierungsvorgang unabhängig ist oder von der Wachstumsgeschwindigkeit, wie schon kurz angedeutet, mitbestimmt wird, kann jetzt noch nicht entschieden werden.

- b) Als weiteres wichtiges Faktum können wir aus den verschiedenen Entwicklungsvorgängen herauslesen, dass die Ausbildungs- und Verhornungsprozesse in ihrer zeitlichen Dauer nicht konstant sind. Die Verzögerung des Verhornungsprozesses bis 50 mm über dem Keimbeginn führt zur enorm ausgewachsenen Schaftanlage des Dunenteils, unter der Annahme, dass im dorsalen Gebiet die Differenzierung der Elemente anhält. Zur Erklärung der Verzögerung der Prozesse kann wiederum eine Verlangsamung des axialen Wachstums angeführt werden.
- c) Zum Schluss muss noch angegeben werden, dass erst nach 10 mm Keimwachstum als letztes Ectodermstück die Schaftanlage sich auszubilden beginnt. Es besteht daher ein krasser zeitlicher Differenzierungsunterschied im Keim zwischen dorsalem und lateralem Gewebe.

Die Bildung des Schaftes kann nur in die Probleme der Steuerung einführen. Wenn wir nun für alle Elemente der Feder Ausbildung und Werdegang in den verschiedenen Zeitpunkten einander gegenüberstellen, so lässt sich zeigen, welche Prozesse zu Unterschieden der Ectodermdifferenzierung im Keim führen.

Für die Schaftbildung kann im Gegensatz zur bisherigen Literatur als sicher festgehalten werden, dass es nicht eine generelle Schaftanlage im dorsalen Bereich des Blutkiels gibt. Der Schaft muss im Zusammenhang mit den Wachstumsvorgängen im Keim gesehen werden. Er kann fehlen oder Wachstumsgeschwindigkeit und Leistendifferenzierung lassen ein grosses dorsales Kragenstück für den Schaft übrig. Die Konkreszenz-Theorie (LILLIE, JUHN, 1936), die den Schaft als Verschmelzung der dorsal wandernden Äste sieht, vernachlässigt die spätere Differenzierung der Schaftanlage, welche nicht als das Verschmelzungsprodukt der Äste betrachtet werden kann, sondern eine völlig eigene Differenzierung zeigt. Ebenso kann unter bestimmten Wachstumsverhältnissen bei vielen Vogelarten auch im ventralen Bereich des Keims der sogenannte Afterschaft entstehen (ZISWILER, 1962).

## 2. ANALYSE DER RAMI

Die Radian allein bilden das farbige Muster, die Äste wie der Schaft sind beim Pfau nur Träger der optisch wirksamen Elemente. In dieser Funktion treten sie selbst nicht in Erscheinung, erzeugen jedoch durch ihre Festigkeit im Bau eine stabile Ebene — die Federfahne. Durch die Dichte der Rami am Schaft und ihre Länge bestimmen sie die Form der Fahne, d.h. die Kontur der ganzen Feder. Nach dem Bau der Rami, wobei Form und Anatomie analysiert werden, müssen wir die Dichte der Äste am Schaft (Schaft-Ast-Rate) und ihre Länge diskutieren. Eine Analyse der Entwicklung im Keim schliesst an, wobei wir bei der Leistenbildung auf die grundlegenden Gesetze der Federentwicklung stossen. Es können nun die Fakten gezeigt werden, welche zur Aufstellung der auf p. 275 geschilderten neuen Ansicht der Differenzierungsvorgänge im Keim geführt haben.

21. *Bau der Rami*

Aus der Vielzahl der Elemente wählen wir für die weiteren Untersuchungen (auch der Radian) zwei Repräsentanten: Ast Nr. 10 läuft durch alle Augfelder und gehört zu den ersten Ästen, die im Keim angelegt werden. Im oberen Teil des Mittelstücks liegt Ramus Nr. 75. Die Numerierung erfolgt von den beiden ersten Ästen, welche am Schaftbeginn zusammentreffen (Nr. 1), basalwärts bis zur Spule. Sogenannte Einschalttrami (vergl. später) werden nicht mitgezählt, sondern speziell bezeichnet.

Die Form des Astes Nr. 10 (Fig. 10) geht vom kleinen runden Querschnitt der Aussenzone in den Augfeldern in eine extrem dorso-ventral verlängerte Gestalt über. Bei der Verstärkung wird der Ast kaum breiter, sondern dehnt sich ausschliesslich senkrecht zur Federfahne aus. Die Kante, welche gegen die Augfläche gerichtet ist, weist eine starke Pigmentierung auf.

Vergleichen wir damit die Verstärkung eines Astes der Mittelzone (Nr. 75) der Feder (Fig. 11). Hier entsteht ein tropfenförmiger Querschnitt, indem die dorsale Kante spitz ausgebildet ist, jedoch nach ventral (Federrückseite) eine *starke* Verbreiterung aufweist (bis 0,25 mm). Der Innenraum zeigt bei allen Querschnitten luftgefüllte Markzellen (M), welche bei jedem Ast von konstanter

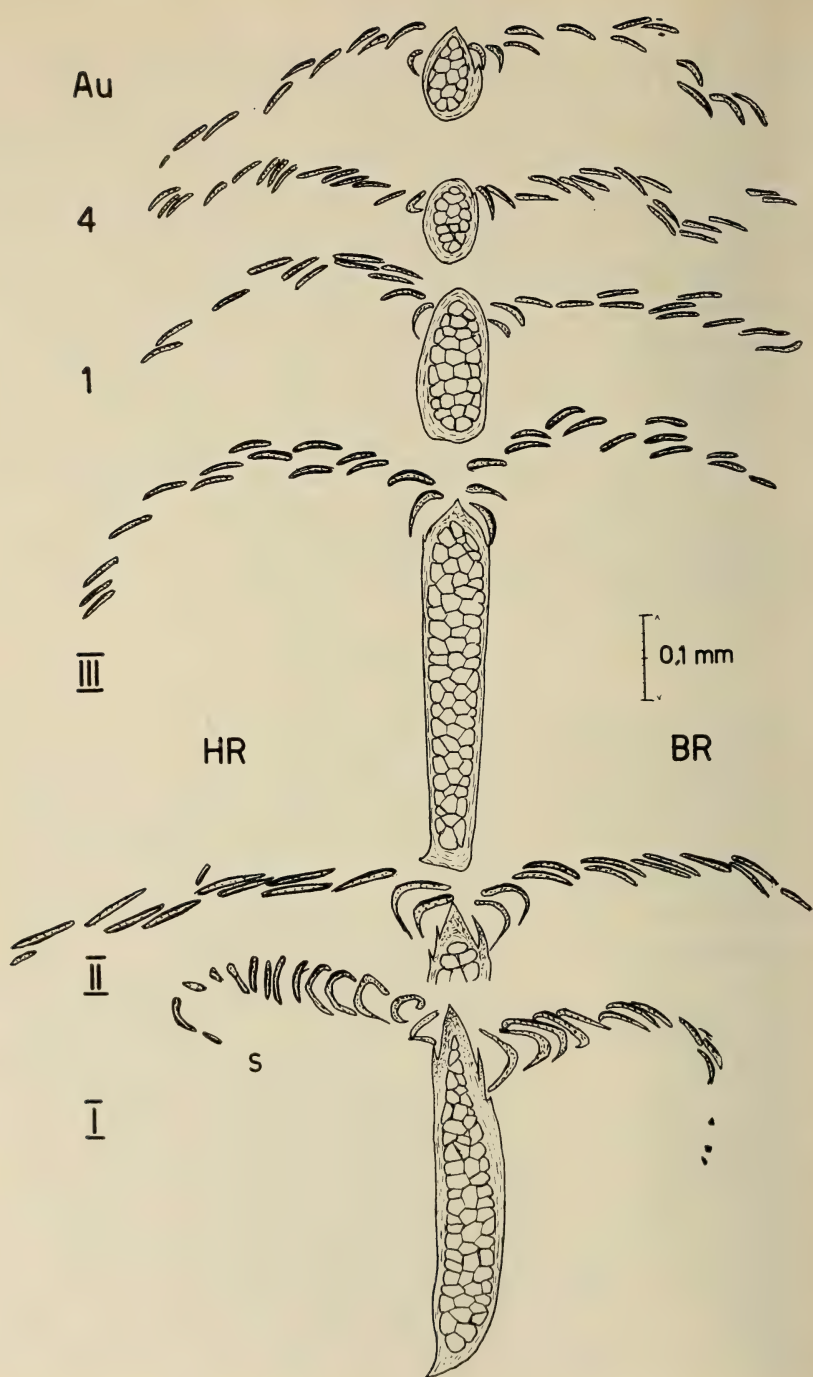


FIG. 10.

Querschnitte durch Ramus Nr. 10 mit abgehenden Radien  
in den verschiedenen Augbezirken (S = Samtstruktur).

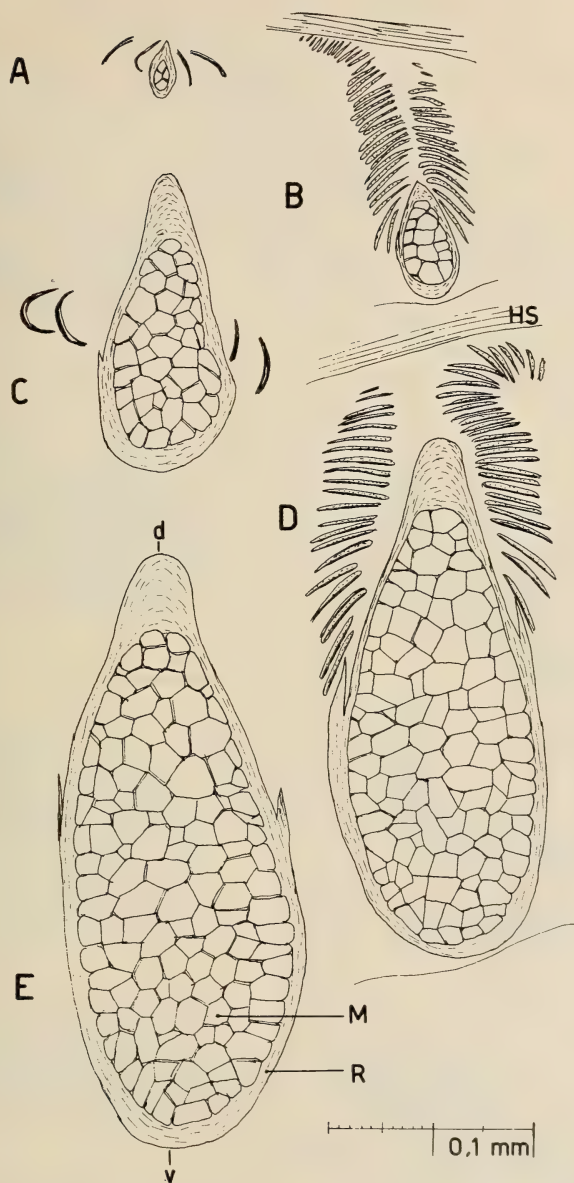


FIG. 11.

Querschnitte durch den Ramus Nr. 75, von apikal A bis basal E.  
 v = ventral und d = dorsal im Keim (mit Radien). R = Rinde (Cortex);  
 M = Markzellen.



Grösse sind (Durchmesser 25—30  $\mu$ ). Die Markzellen sind von einer kompakten Hornrinde (Cortex; R) umhüllt, die am dorsalen (d) und ventralen (v) Ende des Ramus verdickt ist. Die Dicke des Cortex nimmt von der Spitze bis zur Basis der Rami nicht wesentlich zu, so dass das Grössenwachstum hauptsächlich auf einer Steigerung der Anzahl der Markzellen beruht.

*Das Erscheinungsbild:* Der Bau des Ramus ist vollständig von der Erscheinungsfunktion der Feder beherrscht. Da der Ast das Muster nicht stören darf, wird besonders innerhalb des Augbezirks eine längliche Form erzeugt, welche dorso-ventral gerichtet ist. Dieser Bau befähigt den Ast streng in der Fahnenebene zu bleiben; seitlich sind jedoch Schwankungen möglich. Innerhalb des Augmusters wird diese seitliche Ausweichmöglichkeit durch Verkoppelung der Radien (Häkchen) verunmöglicht, in der Aussenzone und im Mittelteil biegen sich die Äste durch. Dadurch erhalten die Rami eine geschwungene Linie nach der Basis. Beim ekstatischen Zittern während der Präsentation des Rades bei der Balz bewegen sich diese Rami, wodurch der Erscheinungseffekt erhöht wird.

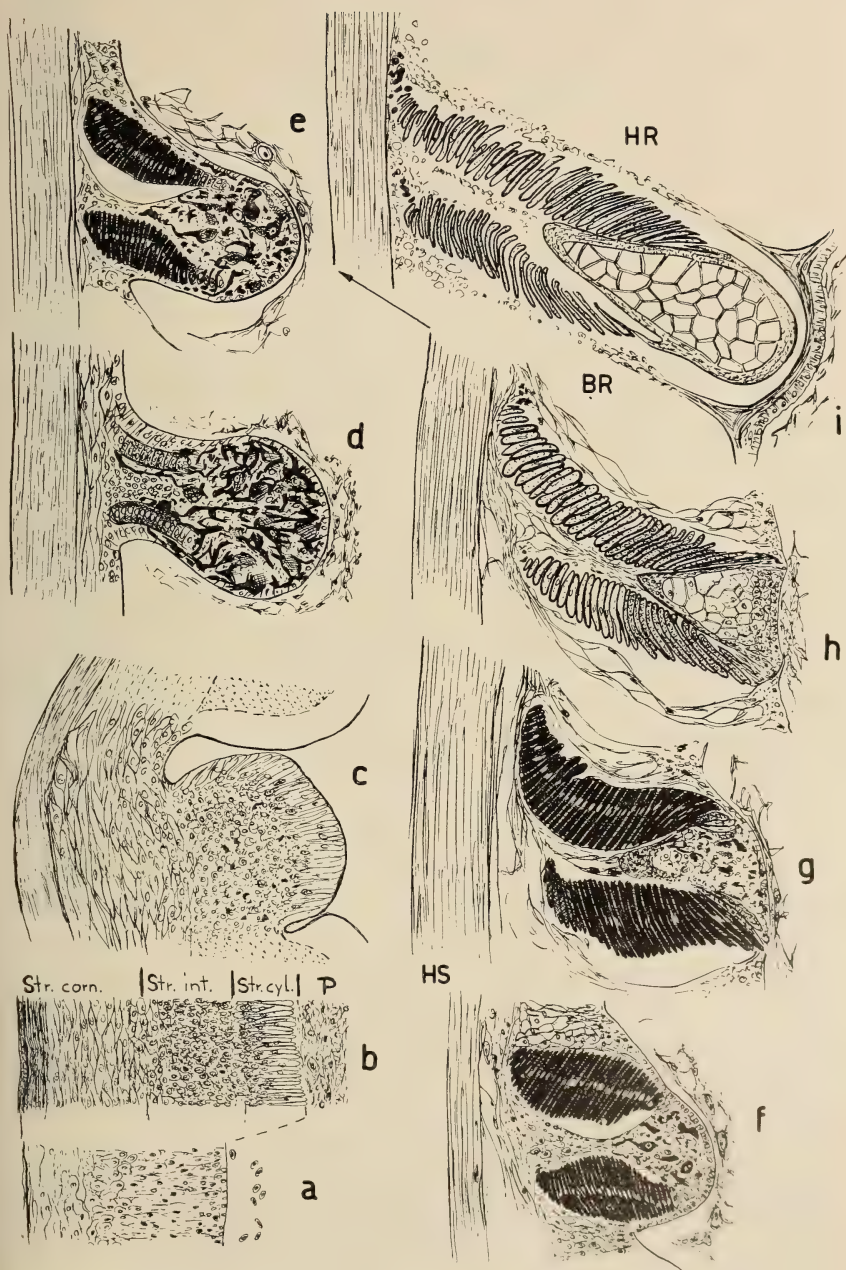
### *Bildung der Rami im Keim.*

Wir wollen wie beim Schaft auch hier die Verschiedenheit der Astformen als Resultat von andersartigen Bildungsgängen sehen und aus den Unterschieden Schlüsse auf die steuernden Faktoren ziehen.

FIG. 12.

Entwicklung einer Leiste während der Bildung der lockeren Mittelzone der Feder. (Zahl in Klammer: Höhe über dem Keimbeginn).

- a = (0,3 mm) Ectodermgewebe beim Umbilicus.
- b = (0,8 mm) Kragengewebe (P = Pulpa; Str. cyl. — Stratum cylindricum; Str. int. — Stratum intermedium; Str. corn. — Stratum corneum).
- c = (0,98 mm) Leistendifferenzierung (DL).
- d = (1,7 mm) Differenzierung der Radien (DR).
- e = (5 mm), f = (10 mm), g = (16 mm) Ausgestaltungszone der Radien (AR) Melanophoren im Ramogebiet.
- g = (16 mm) Beginn der Astdifferenzierung (dorsale Leiste; DA').
- h = (20 mm) Astdifferenzierung und Verhornung der Radien von peripher nach zentral fortschreitend.
- i = (30 mm) Verhornung des Ramus abgeschlossen.



Um die generelle Differenzierung einer Astanlage zu beschreiben, wählen wir die Bildung des Mittelteils, da dort der Ast in seiner Form konstant bleibt. So können wir, wenn stets lateral gelegene Leisten in verschiedenen Niveaus über dem Keim verglichen werden (Fig. 12), die Bildung des Mittelstücks eines Astes verfolgen. In der Figur sind die Radien mitgezeichnet; auf sie werden wir jedoch später noch genauer eingehen. Kurz nachdem das Ectoderm (Fig. 12 a) im Umbilicus sich zum Kragen ausgestülpt hat, ist eine Dreigliederung der Zellschichten zu beobachten (Fig. 12 b). Gegen die *Pulpa* (P) liegen die länglichen hochgestellten Zellen des *Stratum cylindricum* (Str. cyl.), welche in steter Teilung begriffen sind (modifiziertes *Stratum germinativum*). Darauf folgt das *Stratum intermedium* (Str. int.) mit kleinen rundlichen Zellen, welche gegen die Peripherie des Keims verhornen und abgeplattet das *Stratum corneum* (Str. corn.) bilden. So entsteht die Federscheide, eine starre Hornhülle um den Keim. Danach legt sich das *Stratum cylindricum* in Falten und grenzt Bezirke des *Stratum intermedium* ab, die sogenannten Leisten (Fig. 12 c). In diesen Leisten differenzieren sich als erstes die Radiogensäulen. Gegen das Zentrum des Keims bleibt eine Gruppe von Zellen, die Ramogenplatte, während langer Zeit undifferenziert. In ihrem Gebiet liegen die Melanophoren, welche das Zellbild beherrschen (Fig. 12 d). So lange diese Melaninbildner in Aktivität sind, bleibt die Astanlage undifferenziert. Erst nach der Ausstattung der Radien mit Melanin beginnt die Differenzierung des Astes und zwar von der Peripherie des Keims zentralwärts (Fig. 12 g, h). Eine dichte Zelleiste wird zur dorsalen Kante, währenddem das zentralwärts wachsende Gewebe grosse Markzellen absondert, die ohne Druck verhornen, da gegen das Zentrum des Keims die Astbildung noch weiter läuft. In allen nun folgenden Teilen des zentralwärts wachsenden Astes kann kein Melanin mehr eingelagert werden, sie erscheinen daher später weiss. An der ventralen Kante sowie an den Seiten verhornen die Zellen zum kompakt erscheinenden Cortex des Ramus.

Die Entwicklung verläuft während der Bildung der Feder in wechselndem zeitlichen Ablauf, was zu neuen Ramusgestalten führt. Diese zeitlich und räumlich verschiedenen Bildungen wollen wir einander gegenüberstellen und zwar an einer lateral gelegenen Leiste (Fig. 13):



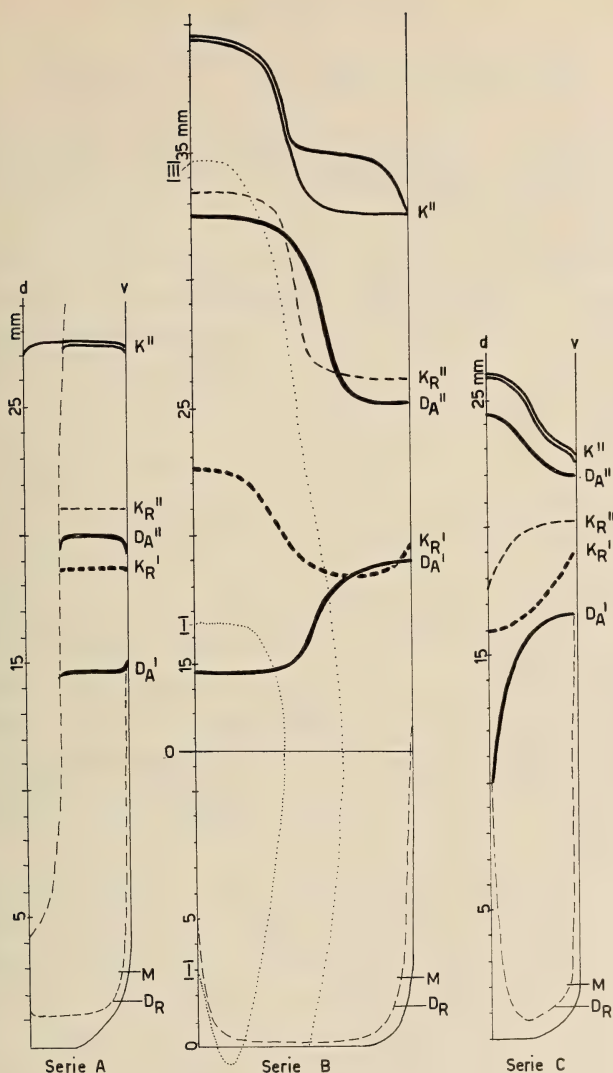


FIG. 13.

Verlauf der Isomorphen (und Isochronen) im Keim zu verschiedenen Zeitpunkten der Federbildung.

Serie A: Federspitze; Serie B: Augmuster (kurz nach Schaftbeginn; O: O-Isochrone); Serie C: zu Beginn des Mittelteils. Keimhälfte von d (dorsal) bis v (ventral) ausgebreitet. Ordinate: Zahlen geben Höhe in mm über dem Keimbeginn an (= Masstab der Fig.)

$D_R$  = Differenzierung der Leisten und Radien (DL-,  $D_R$ -Isomorphe)

M = Beginn der Melanineinlagerung (P-Isomorphe)

$DA'$  = Beginn der Astdifferenzierung ( $DA$ -Isomorphe)

$DA''$  = Abschluss der Differenzierung der Äste

$KR'$  = Verhornungsbeginn der peripheren Radien der Leisten

$KR''$  = Verhornung der zentralen Radien der Leisten ( $K$ -Isomorphe)

$K''$  = Verhornung der Äste und Radien beendet

(Serie B: punktiert Verlauf der Augfelder I, III).



1. Bei der Entstehung der Aussenzone (Serie A) beginnt die Astdifferenzierung, von der Bildung der Dorsalleiste an gerechnet, bei 15 mm über dem Keimbeginn und hört auf 20 mm Höhe mit der Anlage der ventralen Kante auf. Auf ca. 27 mm sind die Äste fertig verhornt.
2. Während der Erzeugung der Augfelder setzt die Bildung zwischen 15—18 mm über dem Keimbeginn ein. Der Abschluss der Differenzierung der Markzellen (als einzig fassbares Indiz) liegt zwischen 25 und 30 mm, während die Äste erst zwischen 30 und 40 mm völlig verhornt sind.
3. Bei der Bildung des Mittelteils beginnt die Differenzierung der lateralen Astanlagen auf 15 mm und endet bei 23 mm. Die Verhornung ist schon mit 24 mm über dem Keim abgeschlossen.

Der Vergleich zeigt deutlich eine Verlangsamung der Differenzierungs- und Verhornungsprozesse während der Augbildung, im Mittelteil jedoch eine Verkürzung der Vorgänge, welche beinahe die Hälfte der Bildungszeit ausmacht.

Zu dieser Verschiedenheit der Wachstumsprozesse in zeitlicher Folge der Federbildung tritt nun noch ein Unterschied der Differenzierung auf einem horizontalen Niveau über dem Kragen (C-Isochrone).

Die morphologische Analyse der Äste des Mittelteils hat uns gezeigt, dass ventral nur kleine Rami (als Spitzen der Äste) (Fig. 11 A, B), im dorsalen Bereich des Keims jedoch die grossen Basisteile gebildet werden müssen (Fig. 11 D, E). Tragen wir im ausgebreiteten Keim (in Fig. 13 nur eine Hälfte) alle Orte ein (Fig. 13 C), wo die Astdifferenzierung gleichzeitig beginnt (DA': Dorsalleiste der Anlage deutlich sichtbar) und die Isomorphe, welche den Abschluss der Astanlage (DA'': ventrale Leiste wird ausgebildet) angibt, so zeigen uns diese D-Isomorphen der Rami, dass die dorsalen Astanlagen sich früher zu differenzieren beginnen und ihre Ausbildung länger dauert als die ventral gelegenen. Denselben im dorsalen Bereich des Keims ausgebogenen Verlauf zeigt die K-Isomorphe der Äste, woraus wir ersehen, dass der Verhornungsprozess dorsal später eintritt als ventral. Die Dauer der Verhornung ist dabei relativ konstant.

Somit lässt sich für die Bildung der Federelemente ein zweiter Grundsatz aufstellen:

Es besteht im Keim für die Ausbildung der Astanlage auf einem horizontalen Niveau ein Differenzierungsgefälle von dorsal nach ventral. Dorsale Astanlagen beginnen sich während des axialen Wachstums des Keims früher zu differenzieren und ihre Ausbildung hält länger an als im ventralen Gebiet. Damit ergibt sich eine Erklärung für den Unterschied der Astausbildung auf einem Keimquerschnitt.

Vergleichen wir den Verlauf der D- und K-Isomorphen für die Entwicklung des Astes (vergl. Fig. 13 A, B, C) zu verschiedenen Zeitpunkten der Bildung:

Serie A (vor der Augbildung) zeigt äusserst geringe Differenzen; die Kurven verlaufen, von kleinen Ausbuchtungen dorsal und ventral abgesehen, praktisch horizontal. Die Äste werden daher über den ganzen Keim gleich ausgebildet.

Serie B: (während der Augbildung). In den flachen Verlauf der Kurve tritt bei der Leistenzahl 40—50 ein enormer Sprung ein, welcher den Beginn der Ausbildung um 3 mm verzögert, den Abschluss der Differenzierung jedoch um 7 mm früher als im dorsalen Bereich eintreten lässt. Wenn wir die Form der Äste 1—40 mit den ventral gelegenen vergleichen, so fällt der ungeheure langgestreckte Astquerschnitt gegenüber den rundlichen Anlagen auf (vergl. Fig. 10). Im Verlauf der Kurven finden wir also einen Zusammenhang mit der Gestalt der Äste. Es existiert eine direkte Korrelation der Form mit der Dauer der Bildung im Keim. Der Sprung der Kurven bei Leistennummer 40—50 steht somit im Zusammenhang mit der für die Augfelder typischen länglichen Äste und stellt die ventrale Grenze des Augmusters dar (Fig. 13; punktierte Linie). Ventral dieses Sprungs zieht sich die grüne Aussenzone mit ihren rundlichen instabilen Ästen neben den Augfeldern durch. Dem Verlauf dieser Kurve folgt auch der Bruchrand der Modifikation A (Fig. 5 A).

Serie C: (Bildung des Mittelteils). Die Isomorphen sind durch grosse Gefälle von dorsal nach ventral ausgezeichnet, wobei der

steile Knick im lateralen Bereich verschwindet. Die Astformen zeigen daher eine kontinuierliche Abnahme der Grösse und Ausbildung auf einer Isochrone, wobei die sehr nahe beim Schaft gelegenen Äste dank dem frühen Differenzierungsbeginn mächtig ausgebildet werden (vergl. Fig. 11 E).

Die Entwicklung des Schaftes lässt sich in die Differenzierungs-Isomorphe der Äste einbeziehen. Der Schaft stellt das dorsale Maximum im Verlauf der D- und K-Isomorphen dar. Versuchen wir die Verschiedenheit der Entwicklungsvorgänge zu erklären, so müssen wir Faktoren anführen, welche die D-Isomorphen der Serien A, B, C ineinander überführen. Der ausgeglichene Verlauf von Serie A zeigt keine Unterschiede zwischen dorsaler und ventraler Keimhälfte. Die Intensität der Differenzierung ist gegenüber Serie B gering. Dort finden wir die längste Bildungsdauer der Elemente, was auf grosse Aktivität des Gewebes, jedoch auf geringe Geschwindigkeit des axialen Wachstums hindeutet. Langsam bahnt sich ein krasser Unterschied zwischen dorsaler und ventraler Keimhälfte an. Serie B lässt sich durch eine Beschleunigung des Wachstums in Serie C überführen. Dadurch werden die Kurven gestreckt, denn alle Prozesse sowohl Ausbildung wie Verhornung laufen schneller ab. Das dorso-ventrale Differenzierungsgefälle ist nun maximal ausgebildet. Als Ergebnis der Schaft- und Astbildung können wir festhalten, dass das dorso-ventrale Gefälle erst allmählich während des Federwachstums auftritt. Eine geringe axiale Wachstumsrate führt zu verlängerten Ausbildungsstrecken im Bereich des Auges. Durch Beschleunigung dieses Wachstums werden die Prozesse verkürzt und die Kurve des dorso-ventralen Differenzierungsgefälles gestreckt.

Die Anordnung der Äste zur Federfahne lässt sich erfassen, indem die Dichte der Rami am Schaft und ihre Länge untersucht werden.

## *22. Die Schaft-Ast-Rate*

(shaft-barb frequency: FRAPS u. JUHN 1936 u. ff.)

Wenn wir erfassen wieviel Äste pro 1 mm Schaftlänge ansetzen, so erhalten wir Vergleichswerte zwischen den Regionen, welche wir später als Folge der verschiedenen Wachstums- und Differen-

zierungsvorgänge erklären müssen. In der Augfeder des Pfaus (Bezirk O: XIV/14) zeigen sich die in Fig. 14; O dargestellten Verhältnisse. An der Schaftspitze treten Werte von 1,4 Äste pro mm auf, die bei 20—25 mm Schaftlänge auf 1,8 ansteigen. Nach 30 mm erfolgt ein rascher Abfall auf 0,1, welcher über das ganze Mittelstück beibehalten wird. Diese ausserordentlich geringe Anzahl von nur 1 Ast auf 10 mm Schaftlänge stellt im Vergleich mit andern Federn eine Besonderheit dar. Bei Hühnern (Brown leghorn capon z.B.) geben Juhn und Fraps (1936) an der Spitze (Astbeginn) Raten von 1,0 an, welche auf konstante Werte um 2,3 ansteigen. Gegen den Dunenteil der Augfeder nimmt die Rate allmählich zu, liegt bei 300 mm Schaftlänge auf 0,2, bei 400 mm auf 0,9 und steigt sehr steil bis zum Ende des Dunenteils (bei 485 mm Schaftlänge) auf 3,6 an. Der Rest des Schaftes, die Spule, ist ohne Äste.

Wir können vereinfachend drei Zonen der Augfeder abgrenzen und die Mittelwerte der Raten errechnen:

Augzone	1,45	Max: 1,9
Lockerer Mittelteil	0,2	Min: 0,1
Dunenteil	1,3	Max: 3,6

Dies zeigt, dass Augzone und Dunenteil grosse Dichte der Äste am Schaft besitzen, währenddem das Mittelstück ein Minimum aufweist. Mitteln wir über den Bereich des ganzen mit Ästen versehenen Schaftes von 485 mm Länge, so verteilen sich die 315 ansetzenden Rami mit einer durchschnittlichen Dichte von 0,67 R/mm; im Vergleich mit andern Körperfedern eine ausserordentlich geringe Zahl. Die Verhältnisse am Schaftbeginn, wobei die Werte von 1,4 auf 1,9 ansteigen, treten bei allen Federn auf (vergl. Huhn) und müssen im Zusammenhang mit der Entstehung des Schaftes gesehen werden. Um die Wertung dieser Resultate in bezug auf das Muster zu untersuchen, wollen wir mit Federn aus andern Bezirken vergleichen.

Rücken wir auf der Mittellinie nach cranial vor, so verschwinden im Bezirk B (XVII/15) sowohl die Augfelder wie auch der lockere Mittelteil. Diese Goldschuppenfedern (Fig. 14 B) zeigen beim Schaftbeginn Werte von 2,0, welche rasch (nach dem Goldfeld) auf 0,25 in der Mitte der Feder (Schaftlänge 50 mm) abfallen, jedoch im anschliessenden Dunenteil (100 mm Schaftlänge) sofort



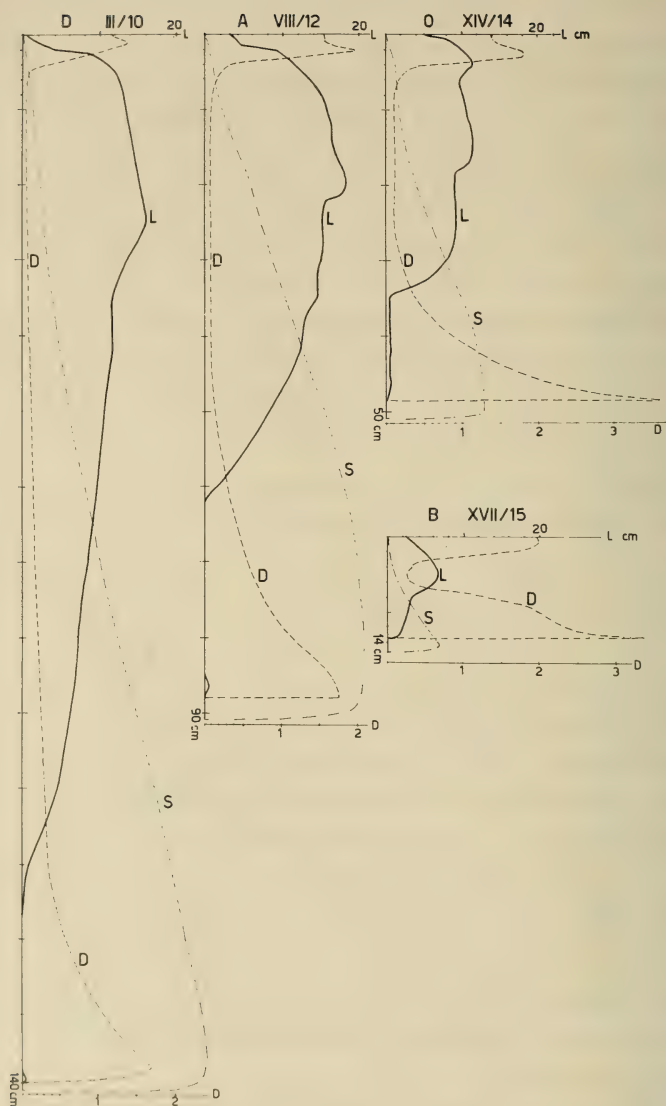


FIG. 14.

Vergleich von Dichte (D: Rami pro 1 mm), Länge (L) der Äste bei verschiedenen Modifikationen der Augfeder (O, B, A, D vergl. Fig. 5). S = Fläche des Schaftquerschnittes (Ordinate: Länge der Feder in cm).

wieder auf 2, ja am Ende sogar auf 4 ansteigen. Der Feder fehlt eine grosse Spitze (Apex), sie beginnt mit einem dunklen Samtrand auf der -5-Isochrone.

Wandern wir von Bezirk O caudalwärts zu den Augfedern mit Bruchrand im Bezirk A (Fig. 14 A), so ergibt sich eine enorme Abnahme der Raten im langen Mittelteil. Die Kurve der Feder (VIII/12) zeigt nach dem ersten Maximum im Augbezirk (2,0), welches höher liegt als bei Bezirk O, eine rasche Abnahme auf 0,1, die nach 600 mm Schaftlänge im Dunenteil wiederum ansteigt und am Schluss 1,8 erreicht.

Im Bezirk D (Halbmondfeder, III/10; Fig. 14 D) liegt nach Schaftbeginn die Dichte nur auf 1,4, fällt danach rasch auf 0,05 ab, steigt nach 300 mm Schaftlänge auf 0,1, bei 500 mm auf 0,2 und bei 1100 mm Schaft auf 0,3. Zu Beginn des Dunenteils, wo keine Rami mehr ausgebildet werden, jedoch am nackten Schaft noch Ansätze beobachtet werden können, klettert die Rate von 0,4 auf ein Max. von 1,8 an.

Vergleichen wir von cranial nach caudal (Bezirke B, O, A, D), so lässt sich feststellen:

1. Das erste Maximum des Augfeldes im Bezirk O nimmt nach cranial zu und nach caudal ab. Beides führt zum Verlust des Augmusters.
2. Das Minimum im Mittelteil nimmt ebenfalls im Bezirk B zu und gegen Bezirk D ab. Die Auflösung der Fahne steigert sich daher von cranial nach caudal.
3. Das Maximum der Dunenregion sinkt von Bezirk B bis zum Bezirk D stark ab.

Daraus ergibt sich ein Zusammenhang zwischen Federlänge und Dichte der Äste und zwischen Dichte und Muster. Im lateralen Bezirk C zeigt sich zudem ein deutlicher Unterschied zwischen der kompakten Aussenfahne und der sehr lockeren Innenseite der Feder, wo auf 20 mm nur 1 Ast ansetzt (Rate 0,05). Hier ist die geringste Dichte der Äste der Pfauenfedern. Verfolgen wir Federn von der Mittellinie nach lateral, so nimmt kontinuierlich diese Asymmetrie der Fahne zu, welche wir nun als unterschiedliche Dichte der Rami erfasst haben. Da zwi-

sehen Dichte und Muster ein Zusammenhang besteht, wird auf der lockeren inneren Fahnenhälfte das Auge zuerst abgebaut. Später verschwindet es analog wie im Goldschuppenfeld auch auf der äusseren Fahnenhälfte, weil dort die Dichte zunimmt.

### *Das Erscheinungsbild:*

Das geschlossene Augfeld steht im starken Gegensatz zur lockeren Zone des Mittelteils. Beide sind durch verschiedene Dichten der Rami am Schaft charakterisiert. Diese Dichten variieren in der Rückenflur generell von cranial nach caudal durch Abnahme, und von zentral nach lateral durch Asymmetrie der Fahnen. Mit den Dichten ändern sich auch die Erscheinungsbilder. Die Muster im Augfeld werden sowohl bei Verdichtung wie bei Abnahme der Raten zurückgebildet. Nach lateral treten Asymmetrien auf, die ebenfalls zur Reduktion des Auges führen. Die Erscheinung des lockeren Mittelteils der Feder kommt erst im Rad zur Geltung. Durch Überlagerung vieler Federn mit wenig dicht angeordneten Ästen entsteht eine Fläche, auf der sich die Augmuster völlig isoliert und ohne sichtbare Verbindung mit dem Schaft abheben. Diese Fläche ist mit dem absoluten Minimum an Material aufgebaut und nur optisch dicht; für Wind und feste Gegenstände jedoch leicht zu durchdringen. Die riesige Fläche kann zu einem kleinen Bündel zusammengelegt und vom fliegenden Vogel mit Leichtigkeit als Schleppe nachgetragen werden.

### *23. Länge der Äste*

Um das Gesamtbild der Feder zu erfassen, müssen wir zur Dichte der Äste auch ihre Länge diskutieren. Die Kurven sind in Fig. 14 O—D eingetragen.

Grundtypus O: Die Länge der Rami zeigt ein erstes Maximum hinter dem Auge. Die Werte steigen sehr steil auf über 110 mm an, fallen wieder etwas ab und erreichen ihre grösste Länge im Mittelteil, im Gebiet der geringsten Dichte. Danach sinken die Astlängen gegen den Dunenteil ab, wo die Kurve einen scharfen Knick macht; es scheint als ob die gefärbten Ramusteile darüber abgebrochen wären. Die dunentragenden Rami verlängern sich langsam gegen die Spule zu, wo sie mit 15 mm Länge plötzlich aufhören.

Der Vergleich mit den Federn der andern Bezirke ergibt folgende Resultate:

Bezirk B (Goldschuppenfeld; ohne Augen; Fig. 14 B). Das Maximum nach dem Auge und der Knick beim Übergang zum Dunenteil fallen weg. So verläuft die Kurve genau reziprok zur Dichte der Äste. Wo diese ihr Minimum zeigt, sind die längsten Rami zu finden und umgekehrt. Dieser Fall darf als der ungestörteste betrachtet werden.

Bezirk A (Bruchrand in der Aussenzone des Auges; Fig. 14 A). Die Länge der Äste steigt gegen das Auge zu langsam an, springt jedoch plötzlich auf die doppelte Länge von 55 mm (Bruchrand), um von dort in der vorherigen langsamen Art weiter zu wachsen. Das Maximum hinter dem Auge wirkt sich hier nicht besonders stark aus. Wenn Übergangsstufen zwischen Bezirk O und A betrachtet werden, so zeigt sich, dass auf einer Linie, die der Wachstumszunahme parallel läuft, eine Störung auftritt, welche zum Bruchrand führt, womit der enorme Sprung in der Länge der Äste durch eine Reduktion der Astspitze erklärt werden kann (SAGER, 1955). Gegen den Dunenteil zu sinkt die Astlänge langsam ab, bis nur noch die Ansätze der Rami sichtbar sind. An dieser Stelle müssen wir wieder zum Schaft zurückblicken. Die Stütze der Feder beansprucht bei zunehmender Länge mehr Material im Keim; dabei dehnt sich die Schaftanlage ventralwärts aus. Es bleibt für die Äste schliesslich kein Material mehr übrig, was zum kahlen Schaft führt. Um die Zunahme des Schaftes in Fig. 14 einzubeziehen, wurde die Fläche aus den Durchmessern in der dorso-ventralen und lateralen Richtung berechnet (S).

Bezirk D (Halbmondfeder, ohne Augen; Fig. 14 D). Hier fällt die geringe Länge der Äste am Beginn des Schaftes auf. Die Augfelder liegen zum grösstem Teil auf der Spitze der Feder (Apex), oberhalb des Astbeginns. Im Bezirk D ist diese Spitze reduziert und die Rami scheinbar abgebrochen, so wirkt sich die Reduktion des Bezirks A hier noch wesentlich stärker aus. Die wenigen Äste des Mittelteils sind ca. 150 mm lang, zeigen jedoch grosse Schwankungen.



### *Diskussion des Erscheinungsbildes.*

Die ungewöhnlich langen Äste, welche die Fläche der Feder Spitze bilden, sind Träger des Augmusters. Wo diese Spitze fehlt (Bezirk D, B (C)), ist kein Auge ausgebildet. Im Mittelteil sind die wenigen Rami maximal lang; dadurch ergibt sich eine breite Fahne. Ein plötzlicher Knick in der Länge, beim Übergang zum Dunenteil zeigt die völlig neue Situation bei der Bildung der Dunen. Als Besonderheit muss nochmals auf den Bruchrand der Äste vor den Randstreifen der Augen im Bezirk A hingewiesen werden, wobei ein neuer Augtyp erreicht wird.

### *24. Bestimmung der Astanzahl und Dichte im Keim*

Gegenüber der sehr späten Ausbildung der Äste muss hervor gehoben werden, dass die Festlegung ihrer Anzahl und Dichte zu den ersten Differenzierungsprozessen im Keim gehört. Wir wollen diesen Vorgang hier ausführlich darstellen, weil gerade durch diese Analyse eine neue Anschauung der Entwicklungsvorgänge im Keim gefunden werden konnte, die in ihren Grundzügen zu Beginn der Arbeit schon skizziert worden ist. An jener Stelle sind auch die Autoren der bestehenden Auffassungen angegeben, so dass hier, um den Rahmen der Beschreibung nicht zu sprengen, auf eine Auseinandersetzung mit der Literatur verzichtet werden kann.

Serie C (Fig. 15). Als erstes soll, weil gerade hier das Neue besonders deutlich gezeigt werden kann, die Bildung der lockeren Mittelzone geschildert werden: Um die Vorgänge im Keim analysieren zu können, wurden die durch Projektion vergrößerten Querschnittsbilder dorso-ventral aufgeschnitten und auf eine Gerade aufgezeichnet. Als vertikale Achse der Darstellung wurde die Mitte des dorsalen Gebietes gewählt und die eine Hälfte des Keims nach links, die andere nach rechts aufgerollt. In Fig. 15 u. 16 sind nur die rechten Hälften gezeichnet. Die Höhenangaben bedeuten mm über dem Beginn des Keims. Der Kragen wächst bis zur Höhe von 0,8 mm auf den doppelten Umfang von 7 mm an. Erst bei 0,89 mm Höhe beginnt im lateralen Bezirk des Kragens die Differenzierung der Primärleisten. In unserem Fall werden

FIG. 15, 16.

Vergleich verschiedener Bildungszone: Keimhälfte (rechte Seite) nach Schnittserien in die Ebene abgerollt (Zahlen der Ordinate geben die Höhe über dem Kragen an).  $W_t$  = Dickenwachstum des Keims nach Beginn der Leistendifferenzierung; gestrichelte Linie: Verlauf der Leistenbildung (DL-Isomorphe).

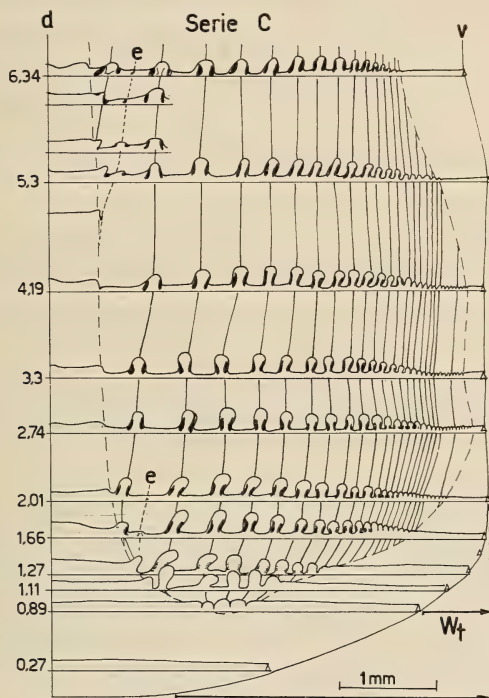


FIG. 15.

Serie C: Bildungszone des Mittelteils (nach der Augbildung).  
e = Einschalttrami.

6 Leisten gleichzeitig angelegt. Der Keim wächst sehr rasch und zwar sowohl in die Dicke (tangenciales Wachstum) als auch in die Länge (axiales Wachstum). Dadurch werden die Leisten auseinandergezogen und schiefgestellt. Die Differenzierung breitet sich während des Längen- und Dickenwachstums allmählich gegen ventral und dorsal zu aus. Erst 2 mm über dem Nabel ist das Dickenwachstum des Kragens beendet. Schon vorher vermochte die Differenzierung der Leisten im ventralen Gebiet den Umfangs-

zuwachs zu kompensieren, so dass kein Auseinanderweichen der Astanlagen mehr auftritt. Nun hört die Leistendifferenzierung gegen ventral zu auf, und ein kleines Gebiet des ventralen Dreiecks bleibt undifferenziert. Da durch das schnelle Dickenwachstum die Leisten auseinandergezogen wurden, können die anderen Auswirkungen des tangentialen Wachstums einfacher analysiert werden. Durch das Dickenwachstum allein wurden die verzögert gebildeten Leisten schräggestellt. Die Neigung verläuft entsprechend dem Dickenzuwachs. Somit sind die Spitzen der Äste senkrecht und nehmen an Neigung bis zum lateralen Gebiet stets zu. Von lateral nach dorsal wirkt sich die starke Verzögerung der Leistendifferenzierung so aus, dass die Basisteile der Äste, die langsam gebildet werden, schliesslich an der dorsalen Schaftanlage ansetzen. Dieses Ende des dorsalen Dreiecks liegt erst 2,8 mm über dem Kragen. Da die Leistendifferenzierung relativ zum Dicken- und Längenwachstum langsam verläuft, weichen im dorsalen Gebiet die Leisten noch weiter auseinander und enden nach einer langen Strecke an der Schaftanlage. So entstehen die grossen Abstände der Äste am Schaft, welche im Mittelteil bis zu 10 mm betragen.

Wir erkennen als bestimmende Faktoren die Wachstumserscheinungen, welche tangential und axial gerichtet sind, und die Leistendifferenzierung. Das enorme Dickenwachstum des Keims bewirkt, dass die Leisten auseinanderwandern. Bis zur Beendigung des tangentialen Zuwachses können nur noch wenige Leisten gegen das ventrale und dorsale Gebiet gebildet werden. Daraus ergeben sich die grossen Abstände der Leisten am Schaft und die geringe Anzahl der Äste im Querschnitt.

Serie B (Fig. 16 B). Vergleichen wir die Verhältnisse im Keim während der Augbildung zum Zeitpunkt des Schaftbeginns (Serie B: 11,5 mm unter der O-Isochrone). Schon bei 0,3 mm Höhe des Kragens sind viele differenzierte Leisten getroffen. Es ist also hier nur ein schmaler Streifen eines Kragens vorhanden. Sobald das Ectodermgewebe in den Keim einbiegt, beginnt die Differenzierung. Ventrales und dorsales Dreieck sind äusserst klein. Der Keim wächst nun stark in die Dicke, wobei eine Verdoppelung des Umfangs des Kragens erreicht wird (bis 11 mm). Dadurch entstehen gegen ventral viele neue Leisten, die entsprechend schräggestellt sind. Nur im Differenzierungsgefälle der Leisten gegen

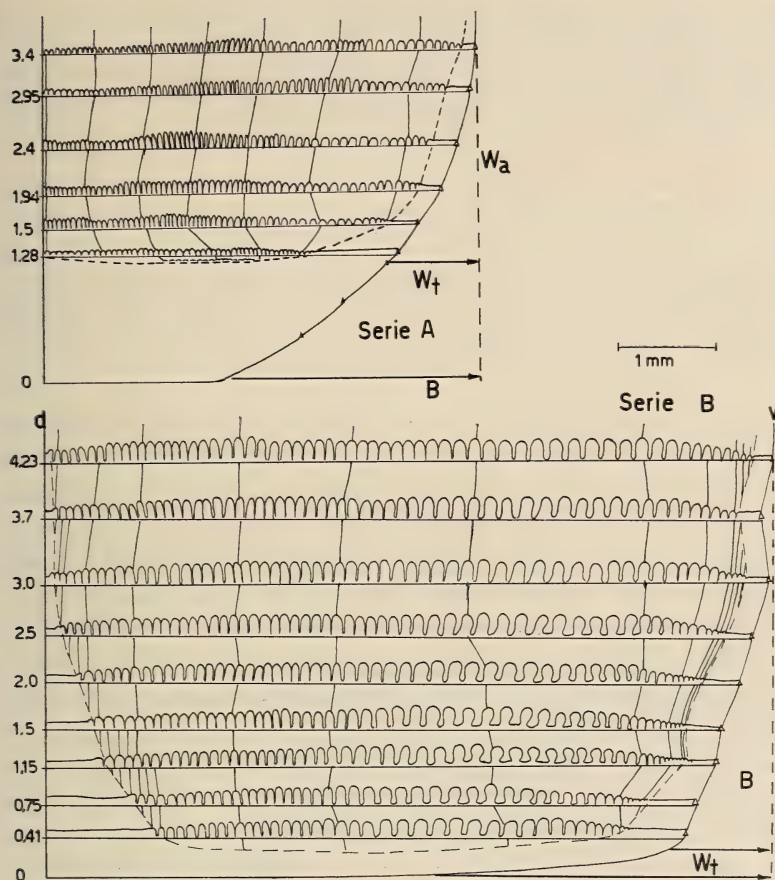


FIG. 16.

Serie A: Bildungszone der Federspitze (vor der Augbildung). Ohne dorsales Dreieck — keine Schaftanlage.

Serie B: Bildungszone kurz nach dem Schaftbeginn (während der Augbildung).

das ventrale Dreieck wachsen die Astanlagen etwas auseinander (spätere Aussenzone). Das dorsale Dreieck endet schon bei 4 mm und wird noch vollständig in Leisten gegliedert (d.h. die Schnittserie B liegt wenig unterhalb der Stelle, wo zwei Äste durch die Verzögerung der Differenzierung im dorsalen Dreieck zusammenstossen).

Ein kleines dorsales und ventrales Dreieck wird während des langsamen aber beträchtlichen Dickenwachstums, welches erst bei 12 mm



Höhe beendet ist, jedoch eine maximale Dicke des Keims produziert, vollständig ausgefüllt. Die Leistendifferenzierung beginnt sehr früh und breitet sich während des langsamen Dickenwachstums rasch aus. Dadurch entsteht eine grosse Anzahl von Leisten (70), welche dicht beieinanderliegen.

Da auf dieser Serie auch die Gebiete über dem Schaftbeginn getroffen wurden, kann jetzt schon angeführt werden, dass der Umfang des Keims gegen die Spitze zu abnimmt, was für die Bildung der Feder bedeutet, dass der Keimquerschnitt von der Spitze gegen den Schaftbeginn langsam zunimmt. Daraus ergibt sich eine stete Vermehrung der Leistenzahl.

Serie A (Fig. 16 A). 1,2 mm über dem Keimbeginn wird der Kragen fast über seinen ganzen Bereich in Leisten gelegt. Nur ein äusserst flaches dorsales Dreieck bleibt für kurze Zeit erhalten; die Leistenbildung erfüllt dieses Gebiet schon vor Ende des Dickenwachstums. Dadurch findet jede Anlage ihre Fortsetzung senkrecht darunter. Die Leisten der einen Fahnenhälfte stossen direkt an die senkrecht verlaufenden Anlagen der andern Seite. Es besteht nur ein recht geringes Differenzierungsgefälle innerhalb der Leisten gegen dorsal und ventral. Im ventralen Gebiet erfolgt die Leisten-differenzierung wesentlich schneller als das Dickenwachstum. Ein ventral undifferenziertes Gewebestück bleibt erhalten und erweckt den Anschein einer Schaftanlage, die jedoch nie weiterentwickelt wird (eventuell Zusammenhang mit Potenz zur Afterschaftbildung; ZISWILER, 1962). Da dieser Keim noch nicht durch die Federscheide durchgebrochen ist, können wir die Leisten bis zu ihrem Beginn verfolgen. Die ersten Anlagen, welche sich im soeben auswachsenden Keim ausbilden, liegen lateral. Im dorsalen Bereich bleibt ein grosses Gebiet undifferenziert. Der Keim wächst nun allmählich in die Dicke, währenddem die Leistenzahl sich gegen ventral zu stets vermehrt. Ca. 30 mm nach dem Beginn der Äste breitet sich die Leistenausbildung sprunghaft über den ganzen Keim aus und erfüllt nun das dorsale Gebiet vollständig. Ob dieser Sprung mit der Modifikation A im Zusammenhang steht, kann nicht entschieden werden. Sicher ist nur, dass die Differenzierung vorerst nicht den ganzen Keim erfasst. Daraus folgt, dass die Differenzierungsintensität gegen das Augmuster enorm (eventuell sprunghaft) zunimmt.

Die Leistenausbildung in diesem Gebiet erfolgt relativ zum Dickenwachstum rasch, daher treten sehr flache ventrale und dorsale Dreiecke auf. Die Differenzierung ist noch vor Abschluss des Dickenwachstums beendet; somit wird keine wirksame Schrägstellung der Leisten erreicht. Als letztes kann eine stete Zunahme des Dickenwachstums des Keims festgestellt werden, wodurch die Anzahl der Äste vermehrt wird.

*Vergleich der Bildungszonen (Fig. A, B, C).*

Die Besonderheit der Wachstumsvorgänge, welche während der Ausbildung wirksam sind, lassen sich nun im Vergleich mit den andern Zonen leicht hervorheben. Zunächst wächst der Keim immer langsamer und wird breiter. Diese Verlangsamung erreicht im Auge ihr Maximum, wobei das Dickenwachstum sehr lange anhält, so dass der grösste Umfang des Blutkiels erreicht wird (vergl. Fig. 15, 16, 47). Die Zunahme der Äste auf den Isochronen ist in Fig. 17 angegeben. Es zeigt sich, dass mit Beginn des Schaftes das Maximum der Astanzahl auftritt. Bei Federn ohne Auge flacht dieses Maximum ab. Als weiteres ist die Differenzierung der Leisten hervorzuheben. Sie nimmt in der Aussenzonen stets zu und erreicht im Gebiet des Auges das Maximum, indem der ganze Kragen sehr früh vollständig in Leisten gegliedert ist. Bei der Bildung des Mittelteils vermag die Leistendifferenzierung sowohl dorsal wie ventral nicht mehr den Keim zu umfassen. Zur Erklärung muss die Geschwindigkeit der Wachstumsprozesse angeführt werden. Wächst der Keim langsam, so zeigt er ein grösseres Dickenwachstum. Die Leistendifferenzierung kann schon tief einsetzen und rasch den ganzen Kragen ergreifen. Tritt eine Beschleunigung des axialen Wachstums ein, so verringert sich der Umfang des Keims, die Leistenbildung setzt verzögert ein und wird durch die raschen axialen Wachstumsvorgänge auch auseinandergezerrt, zudem bleibt dorsal und ventral ein Gebiet undifferenziert. Damit ist generell ein Hinweis gegeben, wie die Vorgänge ablaufen können, welche zur Ausbildung dieser verschiedenen erzeugenden Zonen führen. Es ist auch gleichzeitig eine Lösung für die Entstehung des Schaftes angegeben, denn das dorsale Gebiet wird bei langsamem Wachstum vollständig in Leisten differenziert. Als Grundlagen der Federentwicklung bleiben das Maximum der Leistenbildung im lateralen Gebiet und die Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeiten des Keims be-

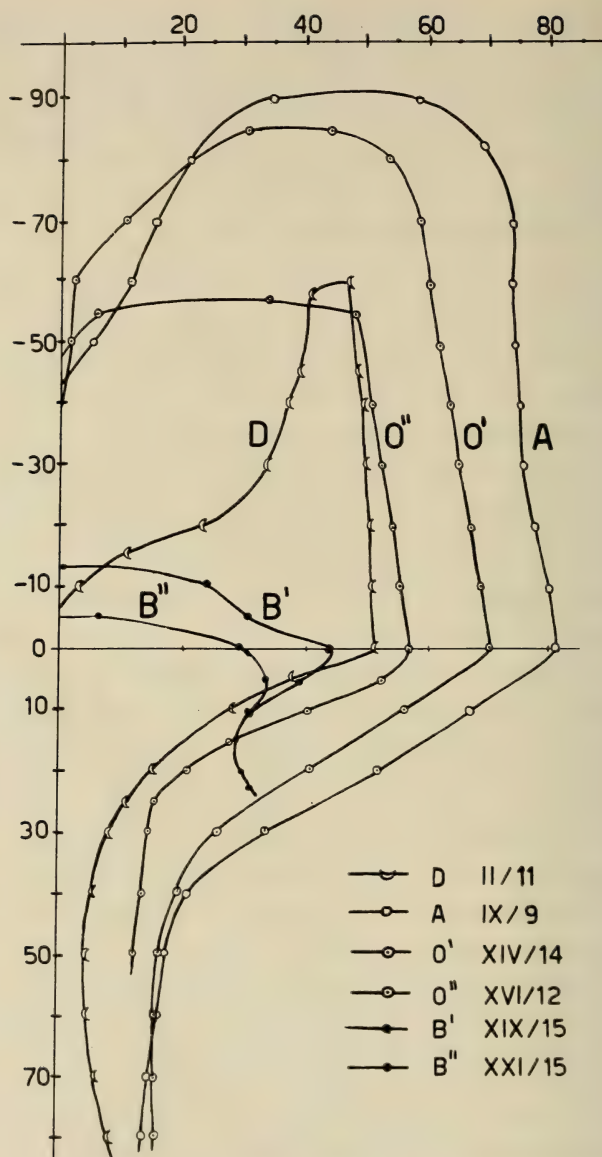


FIG. 17.

Anzahl der Äste bei verschiedenen Modifikationen (rechte Hälfte). Ordinate: -90- bis 80-Isochrone (O-Isochrone = Schaftbeginn). Abszisse: Anzahl der Leisten. Über der O-Isochrone ist die Reduktion der dorsalen Äste abzulesen durch Angabe der Astnummern (Anzahl als Differenz der beiden Werte).



stehen. Auf dieser generellen Basis lässt sich ebenfalls die verschiedene Ausbildung des Schaftes und der Äste erklären. Wir müssen versuchen, im folgenden weitere Indizien zur Bekräftigung der Annahme zu finden.

Die Vorgänge in der erzeugenden Zone des Keims erlauben eine Erklärung von Dichte und Länge der Äste: Beginnen wir im Apex der Feder, wo das langsame Wachstum und die rasche Differenzierung kein dorsales und ventrales Dreieck entstehen lässt. Die Leisten setzen sich senkrecht fort und werden so stets länger. Durch die Zunahme des Dickenwachstums differenzieren sich ventral neue Astanlagen, wodurch der Beginn, also die Spitze des Ramus, festgelegt wird. Das Ende, die Ansatzstelle am Schaft, wird durch die Vorgänge im dorsalen Dreieck fixiert. Von dem Moment an, wo die ersten Astanlagen verzögert gebildet werden und am Ende des dorsalen Dreiecks zusammenstossen, enden die Rami von dorsal nach ventral fortschreitend. Da im lateralen Gebiet des jungen Keims die ersten Leisten differenziert werden, sind dies die längsten Äste der Federspitze. Setzen die Rami dicht am Schaft an (relativ langsames Wachstum), so enden viele, ihre Länge nimmt daher ab. Wird jedoch durch das Auseinanderwandern der Leisten der Abstand zwischen den Ansatzstellen vergrößert, tritt wiederum eine Verlängerung der Äste ein (Mittelteil). Die Abnahme des Dickenwachstums wirkt dieser Verlängerung entgegen. Breitet sich die Schaftanlage nach ventral zu aus, werden die Äste entsprechend verkürzt, was bei den langen Federn zum völligen Verlust der Rami führen kann, da der Schaft praktisch den ganzen Kragen ausfüllt.

Beziehen wir die Wachstumsgeschwindigkeit ein, so werden bei langsamem Wachstum mit starker Differenzierung viele und lange Äste gebildet. Erst bei Beschleunigung, wobei eine Schaftanlage auftritt und die Dicke des Keims abnimmt, beginnt eine Verkürzung. Bei sehr raschem Wachstum verlängern sich die Äste, obschon der Umfang des Keims kleiner wird, da die Abstände am Schaft sich vergrößern.

Nun können wir das Querschnittsbild einer Lateralfeder (Fig. 18) zu deuten versuchen. Wir erfassen damit eine weitere Komponente der Feder, die Asymmetrie der Fahnen in ihrer stärksten Ausbildung. Das Querschnittsbild des Keims zeigt eine wesentlich grössere, im Körper seitwärtsgerichtete Hälfte, welche Drei-



viertel des Keims einnimmt. Nebst dieser asymmetrischen Lage des Ventrallocus ist in der Lateralseite des Keims eine dichte Leistenbildung eingetreten (58 Anlagen), welche der Serie B (Augzone) entspricht, währenddem die mediane Seite wenige (9) weit auseinandergerückte Leisten aufweist, wie sie für den Mittelteil typisch sind. Die Bildungszone zeigt, dass in der lockeren

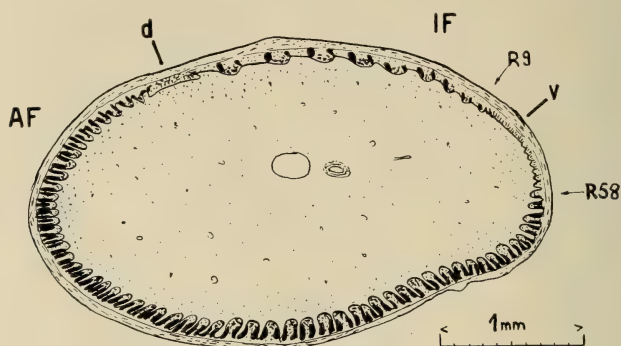


FIG. 18.

Querschnitt durch den Keim einer Lateralfeder (Mod. C), 4,9 mm über dem Kragen. AF = grosse Aussenfahne (über 58 Leisten); IF = lockere Innenfahne (9 Leisten).

Hälfte die Leisten später einsetzen und als Folge der geringeren Leistenbildung während des raschen axialen Wachstums auseinanderweichen. Die wesentlich stärkere Zellaktivität und Leistendifferenzierung im lateralen Teil muss auch zu einer Krümmung der Feder nach median führen. Diese hört gegen den Dunenteil, wo die beiden Fahnenhälften relativ ausgeglichen sind, auf. Auf der Median-Seite mit geringerer Aktivität setzt auch die Bildung der Dunenradialen früher ein.

Wir können somit festhalten, dass die Asymmetrie der Fahne durch verschiedene Differenzierungsgrade erklärt werden kann, wobei die aktivere laterale Hälfte grösser ist, mehr kürzere und dichtere Leisten bildet und in bezug auf das Wachstum etwas schneller voranstösst, was zur Durchkrümmung der Feder führt. Nun begreifen wir auch, wieso das Muster zuerst auf der medianen Fahnenhälfte reduziert wird (vergl. SAGER, 1955).

### 25. Gabelung und Einschalttrami

In unserer generellen Übersicht über Ausbildung, Erscheinung und Anlage der Äste, welche uns zu einer Klärung der Grundvorgänge der Augfederbildung geführt haben, mussten interessante Details zurückgestellt werden:

1. In der Spitze der verhornten Feder beobachten wir hin und wieder Gabelungen der Äste. Dies kann (jedoch nur an seiner Spitze) bis zur Dreiteilung eines Ramus führen (Fig. 48: Ast-Nr. 10, 30). Wenn wir die Entstehung betrachten, dürfen wir nicht mehr von Gabelung sprechen, sondern von der Verschmelzung zweier bestehender Astanlagen. Die Wachstumsvorgänge bei der Bildung der Federspitze ergeben die senkrechte Stellung der Leisten, weil kein ventrales Dreieck auftritt. Zudem besteht eine dauernde Vermehrung der Astanzahl durch Zunahme des Dickenwachstums des Keims und der Leistendifferenzierung nach dorsal. Treten Schwankungen im Dickenwachstum auf, z. B. eine kurzzeitige Abnahme, so werden nach ventral Leisten schräggestellt, was zur Verschmelzung zweier Anlagen führen kann.
2. Nach dem Schaftbeginn sind beim starken Auseinanderweichen der Äste Einschalttrami zu beobachten (Fig. 48 a—e). Kleine Äste mit grünschillernden Radien liegen zwischen zwei normal ausgebildeten Rami. Ihre Länge nimmt allmählich zu bis auf über 1 cm und fällt, sobald die Veränderung der Abstände geringer wird, rasch auf 0 ab. Die Einschalttrami enden plötzlich ohne auszulaufen. Wenn wir uns die Bildung dieser Zone veranschaulichen, so fällt auf, dass sich ein grosses dorsales Dreieck wegen des Auseinanderweichens der Äste in nur wenige Basisstücke differenziert (Fig. 15 e). Im Moment der Wachstumsbeschleunigung bleibt somit Material des Kragens im dorsalen Dreieck übrig, welches in Leisten gegliedert wird, jedoch keinen Anschluss an schon bestehende Astanlagen findet. Es entsteht ein kleiner Ramus, welcher in seiner Länge die Grösse des dorsalen Dreiecks ausmacht (Fig. 19). Sobald die Wachstumsvorgänge ausgeglichen sind, werden ventral und dorsal wieder entsprechende Leisten gebildet und die Einschalttrami fallen aus.

3. Bei der Verlangsamung des Wachstums gegen den Dunenteil zu spielt sich ein entsprechender Vorgang ab. Wiederum bleibt im grossen dorsalen Dreieck Material zur Leistendifferenzierung übrig, welches dunenartige Einschalttrami erzeugt. Manch-

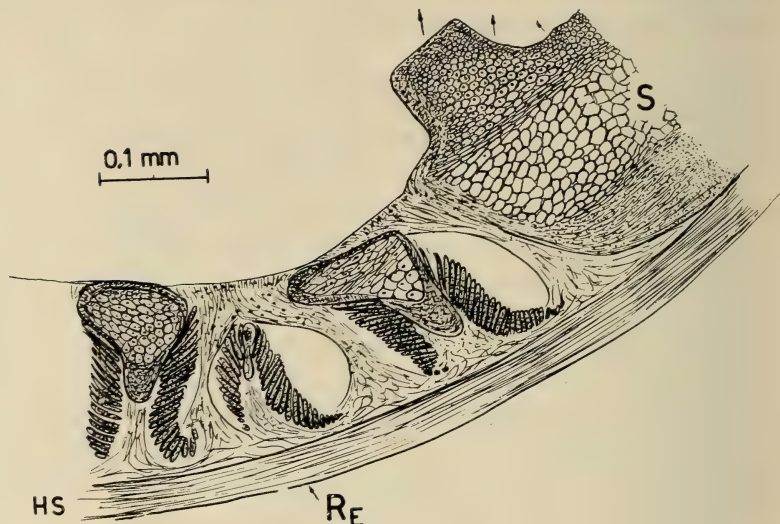


FIG. 19.

Bildung eines Einschalttramus (RE) zwischen zwei Astanlagen im dorsalen  $\Delta$ . S = Schaftanlage.

mal ist eine Verwachsung mit dem vorangehenden normalen Ramus zu sehen. Die Einschalttrami sind bei den längsten Federn (Bezirk O, A, D) am stärksten ausgebildet. Hier sind auch die Wachstumsunterschiede zwischen Aufstau in der Augregion und im Dunenteil und raschem Wachstum in der Mittelzone am grössten.

### 3. ANALYSE DER RADIIEN

Schaft und Rami bilden das Gerüst der Augfeder, das optische Muster wird allein durch die Verzweigungen zweiter Ordnung, den Radien, geleistet. Dabei ist die Form der Ästchen, ihre Anordnung (Dichte) am Ramus, die Länge und die Stellung in der Federfahne von grosser Bedeutung. Das Augmuster wird jedoch erst durch die



Färbung erreicht. Wir wollen die Methoden der Untersuchung der Rami auch hier anwenden und versuchen Schlüsse auf die Vorgänge im Keim bei der Bildung der Augfeder zu ziehen.

### 31. Vergleich der Formen

Für den Vergleich der Form wurden die Radian vom Ramus getrennt und von der Breitseite her betrachtet. Wir unterscheiden zwischen den proximal gerichteten Bogenradien (BR) und den distalen Hakenradien (HR) (Fig. 1). Eine Diskussion der Differenzierung muss von einer Grundform der Radian ausgehen. Die Umwandlungen dieser Grundform sind durch die Anpassung an eine bestimmte Funktion (Flug, Wärmeschutz und Erscheinung) zu deuten. Wie PORTMANN in verschiedenen Arbeiten zeigt (1935, 1938), lassen Ontogenese, Postembryonalentwicklung, Brutverhalten, Cerebralisationsstufe und weiteres die Grossfusshühner (Megapodiden) als eine geeignete Formengruppe für eine ursprüngliche (archaische) Entwicklungsstufe der Vögel erscheinen. In einer Arbeit von Renate BECKER (1959) wird die Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.* als eine Grundform in bezug auf Ausbildung der Radian dargestellt. Die Radian zeigen eine klare Dreiteilung in Pennulum (P), Differenzierungszone (DZ) und Basalstück (BST) ohne Sonderbildungen (Fig. 20). Auf diesen Grundtypus können die differenzierten Formen wie Haken- oder Bogenradien zurückgeführt werden. Die Umformung wird durch Wachstumsvorgänge im Keim geleistet, deren Ablauf im Zusammenhang steht mit Anpassungen an eine bestimmte Funktion. Eine solche funktionelle Ausbildung tritt bei den Radian der Juvenilgefieder des Pfaus auf, wobei die Differenzierungszone entweder die Hamuli der HR oder die Ventralfortsätze der BR erzeugt (Fig. 21). Dadurch werden die Ästchen befähigt, sich gegenseitig zu halten und eine geschlossene Fahne zu bilden.



FIG. 20.  
Grundform des  
Radius einer  
Konturfeder;  
Erstlingsfeder  
von *Megapodius*  
(nach BECKER)  
BST =  
Basalstück  
DZ = Differenzierungszone;  
P = Pennulum.



Die HR des braunen Gebietes zeigen eine klare Gliederung in Basallamelle, Differenzierungszellen mit deutlichen Hakenfortsätzen und ausgeprägtem Pennulum. Die BR weisen in der Zone der Differenzierungszellen wenige kleine Spitzen (Wimperfortsätze) auf. Die Basallamelle besitzt eine starke Krümmung der

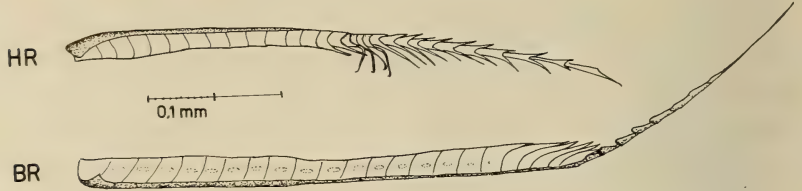


FIG. 21.

Radien des braunen 2. Juvenilgefieders des Pfaus  
(vollständige Ausdifferenzierung aller Teile).

Zellen, wobei die Dorsalkante des Radius eine verhornte Krempe bildet. In den weissen Zonen der Juvenilfedern werden die Radien zarter im Bau und sind kürzer. Beim Pfaus wird also vor der Ausbildung des Prachtgefieders eine Feder erzeugt mit dem einfachen Typ einer sekundären Differenzierungsform der Radien, wie sie bei *Megapodius* beschrieben wurde. Derselbe Federkeim produziert aber nach der Geschlechtsreife viel weiter abgewandelte Radien, wobei die Erscheinung die dominierende Leistung der weiteren Differenzierung ist, während Flug und Wärmehaushalt zurückgestellt werden.

Im Adultkleid sind die Radien durch die Erzeugung der Schillerfarben umgewandelt. Wie schon ELSÄSSER (1925) und RENSCH (1927) beschrieben haben, weisen alle Schillerradien eine Torsion um  $90^\circ$  auf, so dass die Breitseite des Radius in die Ebene der Federfahne eingedreht wird. Dadurch entsteht die für die einheitliche Erscheinung der Farben wichtige reflektierende Fläche. Bei der Pfaunenfeder wird das ganze Ästchen ausgedreht durch Torsion an der Basis. Dies ist als Totalmodifikation des Schillerradius bezeichnet worden, im Gegensatz zur Distalmodifikation (z. B. Entenspiegel), wo nur der distale Abschnitt umgewandelt ist und die typische Torsion des Schillerteils erst dort eintritt, oder Basalmodifikation (z. B. Kolibris), wo nur die Basis umgebildet wird und ein normal differenziertes Pennulum vorhanden ist.

### 311. *Radien am Ramus Nr. 10 (Fig. 22).*

**Aussenzone.** Die Radien bestehen aus einfachen, gestreckten oder leicht nach distal gekrümmten Reihen annähernd rechteckiger Zellen, ohne besondere Differenzierung. Nur gegen die Spitze sind leichte Fortsätze an den seitlichen Enden festzustellen, wodurch der obere Zellrand gabelförmig wird. Diese Radien entsprechen nach dem Differenzierungsgrad den Ästchen von *Megapodius* weitgehend, nur dass hier, wie wir später noch sehen werden, eine Feinstruktur zur Erzeugung der Schillerfarben eingelagert ist. Die Färbung bestimmt entscheidend die Formung der Radien, welche sonst keine weiteren Umbildungen erfahren haben. Bei den Bogenradien der Aussenzone fehlt meist die für die Schillerradien typische Torsion um  $90^\circ$ , so dass die Kante gegen die Ebene der Federfahne gerichtet ist.

**Randstreifen.** Die ausserordentlich kurzen Radien des gelben Randstreifens 4 sind ohne jede Differenzierung aus gleichförmigen Zellen aufgebaut, wie sie der Basallamelle eigen sind. Bei der extremen Verlängerung der Radien der folgenden Randstreifen wird die Anzahl der Zellen verdoppelt und deren Gestalt etwas länglicher. Die Radienzellen sind völlig undifferenziert bis an die Spitze. Als einziges fallen die knotigen Verdickungen an den Zellgrenzen auf.

**Augfeld III.** Die undifferenzierte, extrem lange Radienform bleibt bestehen; jedoch treten hier die ersten deutlichen Hamuli auf. Bei einigen Radien besitzt die dritte, höchstens die fünfte Zelle nach der Spitze ein langes Häkchen. Die Anzahl der Hamuli kann bei einigen Radien bis auf 5 gesteigert werden. Bei Radien ohne Häkchen ist meist bei der drittletzten Zelle eine Verdünnung zu beobachten. Nun wird eine Interpretation dieser Radien als Differenzierung des Grundtypus möglich. Der Hauptteil gehört der Basallamelle an, 1—5 Zellen lassen sich zur Differenzierungszone rechnen, währenddem das Pennulum auf die letzten 1-2 Zellen reduziert ist (Fig. 22).

**Augfeld II.** Mit der starken Verkürzung der Radien tritt eine Verbreiterung der Zellen ein. Die Differenzierung bleibt annähernd gleich, nur die drittletzte Zelle weist ein Häkchen auf. Die Bogen-

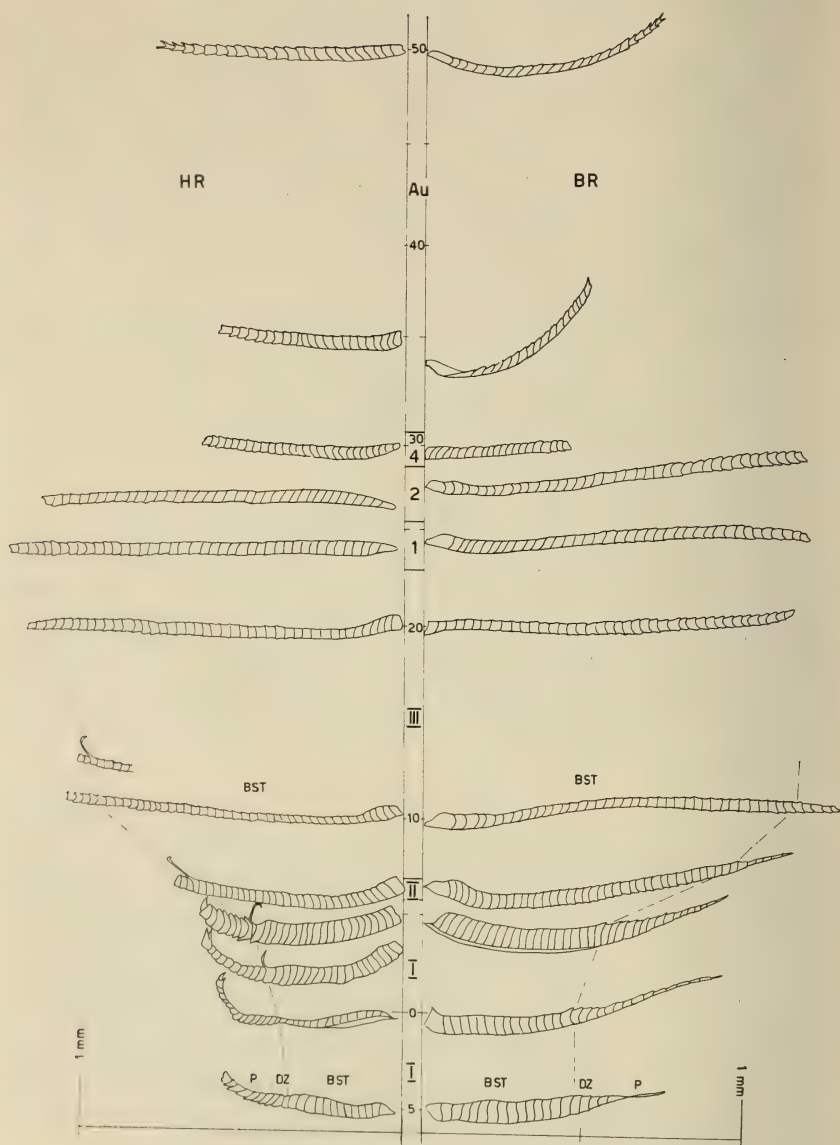


FIG. 22.

Radien des Ramus Nr. 10, von -50-mm-Isochrone  
bis zur Basis (5-mm-Isochrone).  
Gestrichelte Linie: Ausbreitung des Basalstücks (vergl. Fig. 20).  
Ordinate: Angabe der Augbezirke.

radien dieser Zone zeigen im Zusammenhang mit der Verkürzung die Ausbildung eines längeren schmalen Pennulums (7 Zellen), welches spitz ausläuft.

Augfeld I. Die Verbreiterung der Zellen nimmt zu, was zu einer kurzen, breiten Basallamelle führt. Bei den Hakenradien tritt deutlich, durch eine Verschmälerung abgesondert, eine Differenzierungszone von 1—3 Zellen mit ausgeprägten Hamuli auf. Es folgt ein gut ausgebildetes Pennulum, welches an Länge zunimmt. An der Grenze zum Augfeld II ist das Pennulum mit ca. 10 Zellen noch sehr breit. Durch dornartige Fortsätze an den seitlichen Zellenden entsteht ein kammähnliches Endstück, das als Samtstruktur den Schwarzeffekt am distalen Rande des Augfeldes I bewirkt. Dieser schwarze Samtrand trägt wesentlich zur plastischen Wirkung der Augfelder bei. Gegen die Astbasis wird das Pennulum bei weiterer Verkürzung des Radius dünner und weist eine Krümmung apikalwärts aus der Fahnenebene heraus auf. Nur die Endzellen des Pennulums bleiben kräftig und breit. Nun verschwindet auch die Ausbildung der Differenzierungszone, indem die Hamuli fehlen und nur kleine abgerundete Zellen verbleiben. Auch die Basallamelle verschmälert sich. Durch die Reduktion der Differenzierung ergibt sich an der Basis des Astes ein dem Grundtypus ähnlicher Radius ohne besondere Ausbildung der Zellen, wo jedoch deutlich die drei Zonen sichtbar sind. Wie wir schon angedeutet haben, treten im Augfeld I charakteristische Bogenradien auf, was sonst im gesamten Bereich der Augfeder nicht der Fall ist. Das Maximum der Differenzierung ist analog wie bei den HR im obersten Bereich dieses Farbfeldes zu finden. Die Basallamelle weist eine deutliche Krempe auf. In der Differenzierungszone werden apikalwärts Arretierungshäkechen ausgebildet, und danach schliesst sich ein schmales langes Pennulum an, welches in eine Spitze ausläuft. Gegen den Schaft gehen alle diese Differenzierungen verloren und es bleibt ein einfach gebauter Radius.

Die Radien zeigen in der Aussenzone eine geringe, in den Randstreifen keine besondere Differenzierung der Zellen. Es besteht somit auch kein Unterschied zwischen HR und BR. Der Hauptteil des Radius, bis auf wenige Endzellen, muss als enorm vergrösserte Basallamelle aufgefasst werden; Pennulum und Differenzierungszone sind reduziert. Im Augfeld I tritt das Maximum der Differenzierung mit ausgebildeten HR und BR auf. Nur hier können die proximalen und distalen Radien



durch Verzahnung von Hamuli und Krempen zum Zusammenhalt der Äste beitragen. Die unterschiedliche Ausbildung deutet sicher darauf hin, dass auch in der Federspitze mit Wachstumsprozessen zu rechnen ist, die wir durch Analyse der Rami und Leisten noch nicht erfassen konnten.

Es stellt sich nun die Frage, ob der Begriff der Totalmodifikation der Schillerradien bei so extremer Umbildung der Basallamelle und Reduktion der Differenzierungszone und des Penulums noch aufrecht erhalten werden kann (Fig. 22 gestrichelt). Da ich die Umwandlung — oder besser Ausfall der Differenzierung — der letzten Zone im Zusammenhang mit den Wachstumsvorgängen sehe, was sich durch die enorme Länge des Radius schon zeigt, möchte ich am Begriff festhalten. Es muss jedoch klargestellt werden, dass für die Bezeichnung Totalmodifikation die Torsion an der Basis und die Ausdehnung des Schillers auf prinzipiell alle Teile des Radius entscheidend ist, auch wenn Elemente des Ästchens reduziert werden.

#### *Ontogenese der Radien in der Augzone.*

In Fig. 23 sind Leisten aus dem lateralen Gebiet des Keims auf verschiedenen Höhen über dem Kragenbeginn gezeichnet. Aus der Gegenüberstellung können wir einige Prozesse ablesen, welche bei der Radienbildung wichtig sind. Dabei muss hervorgehoben werden, dass der Vergleich von g—a durch die Augzonen führt. Es wird also nicht möglich sein, die Leisten, die unter verschiedenen Bildungsfaktoren entstanden sind, direkt zu vergleichen. Von der Basis des Keims nach distal durchlaufen die Radien folgende Ausbildungszonen:

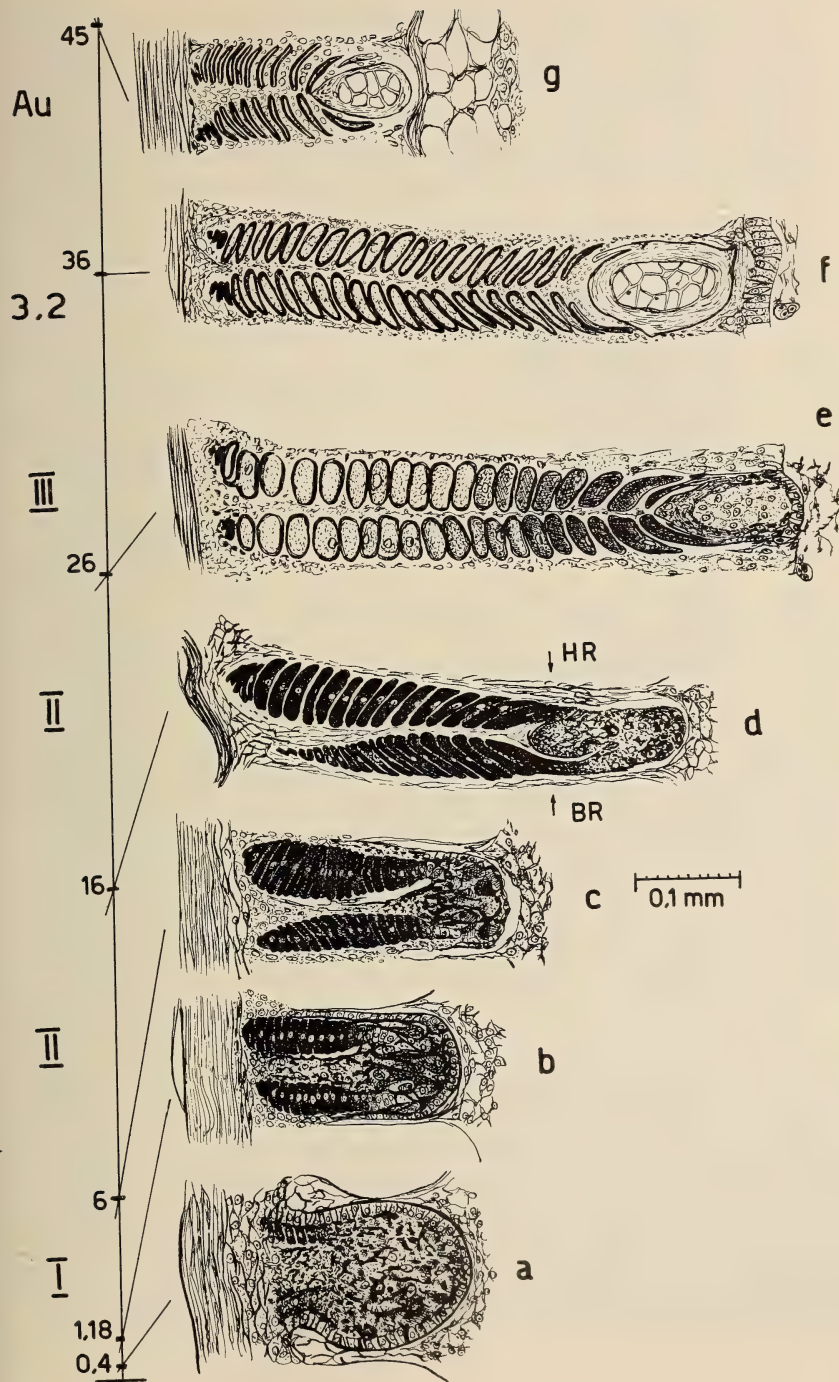
- a) Durch die Abgrenzung der Leisten ist das Material für Ast und Schaft fixiert, wobei die Grösse und Breite massgebend

FIG. 23.

Differenzierung einer lateralen Leiste während der Augbildung (Serie B) (vergl. Tafel III, Fig. 5).

- a, b = Differenzierung der Radienzellen
- b, c, d = Melanineinlagerung
- e = Verhornung der Radien und Beginn der Astbildung
- f = Abschluss der Astdifferenzierung
- g = Verhornung beendet

Ordinate: Höhe in mm über dem Keimbeginn; Angabe der Augfelder.



ist. Die Differenzierung der Radiogensäulen beginnt peripher in den Leisten. An die umhüllende Randplatte werden zentralwärts Zellen in einer Reihe angelegt. Daraus folgt ein Differenzierungsgradient innerhalb einer Leiste von peripher nach zentral. Die ersten Radienzellen, welche gebildet werden, liegen deutlich auf der dorsal gerichteten Radiogenplatte; d. h.

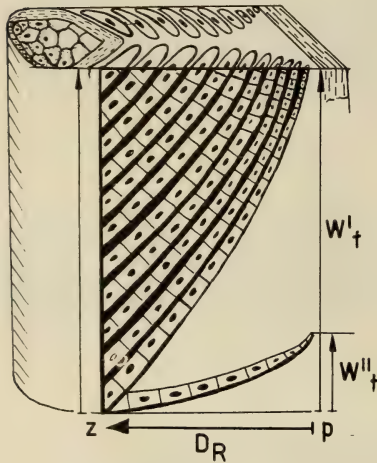


FIG. 24.

Längsschnitt (und Querschnitt) durch eine Leiste.

$D_R$  = Differenzierungsgefälle der Radienbildung von peripher (p) nach zentral (z).

$W^I_t$ ,  $W^{II}_t$  verschiedenes axiales Wachstum pro Zeiteinheit und entsprechende Ausbildung der Radien.

es besteht ein Differenzierungsgefälle in den Leisten von dorsal nach ventral. Die Anlage der Radien ist der erste Differenzierungsvorgang eines Federelementes im Keim. Sofort beginnen die im Ramogengebiet gelegenen Melanophoren durch lange Ausläufer die Radienzellen mit Melaninkörnern zu beladen. Noch während der Differenzierung der zentralen Radienzellen setzt peripher die Ausgestaltung der Radien ein. Es muss noch darauf hingewiesen werden, dass die Anlage der Ästchen histologisch in Keimschnitten nicht sauber zu erfassen ist. Die Zellen, welche in den Radiogenplatten angeschnitten sind, gehören zu verschiedenen, schräg am Ast ansetzenden Radien (Fig. 24). Die Bildung eines Radius verläuft so, dass peripher die Zellen der Spitze angelegt werden, an welche sich die Zellen des Radiogenmittelteils anschliessen, bis zur Ansatzstelle an der Astanlage. Betrachten wir Querschnitte, so erfolgt zuerst die Bildung der Spitze und erst in einem höheren Niveau (im Ablauf des axialen Wachstums später) die Anlage der Basis der



Radien. Der Differenzierungsgradient in der Radiogensäule von peripher nach zentral bewirkt somit die Schrägstellung der Strahlen in den Leisten. Wird dieses Differenzierungsgefälle, z. B. durch rasches axiales Wachstum ( $W/t$ ) gross, so besteht eine starke räumliche (im Wachstum zeitliche) Trennung zwischen Bildung der peripheren und zentralen Radiogenzellen, und es wird eine in der Leiste sehr flach liegende lange Radien-anlage erzeugt. Erfolgt die Differenzierung ( $Dr$ ) von peripher ( $p$ ) nach zentral ( $z$ ) rasch (durch langsames axiales Wachstum), so setzt die Basis des Radius bald nach der Bildung der Spitze am Ramus an, es entsteht ein steiles und damit auch kurzes Ästchen. Daraus ergibt sich ein Zusammenhang zwischen axialer Wachstumsgeschwindigkeit und Differenzierung sowie Länge der Radien (bei gleicher Leistengrösse in Fig. 24 dargestellt). Die Radienlänge kann als Resultante der Vektoren des axialen Wachstums und der Differenzierung erklärt werden.

- b) Wie wir schon angedeutet haben, setzt kurz nach der Differenzierung mit entsprechendem Gefälle die Ausgestaltung der Radien ein. Die ganze Zelle wird mit Melaninkörnern angefüllt, nur der Kern bleibt unpigmentiert. Während der Melanineinlagerung vergrössert sich die Zelle. Ist genügend Raum vorhanden, entstehen ovale Querschnitte (Fig. 23 e); bei dichter Lage der Radiogenzellen tritt eine seitliche Ausweitung ein (Fig. 23 b-d, Fig. 28). Bis jetzt sind nur Anzahl, Länge, Dichte der Radien sowie die Menge der Melaninkörner bestimmt, die Radienzellen zeigen jedoch noch keine Anzeichen ihrer späteren typischen Gestalt. Die Melanineinlagerung hat die Zelle in ihrer Grösse und Form aber wesentlich beeinflusst (vergl. Fig. 43).
- c) Erst der Verhornungsprozess bringt die endgültige Radienform. Der lebende Zellinhalt wird durch mannigfache chemische Vorgänge entwässert und in den leblosen keratinisierten Zustand übergeführt. Währenddem Cytoplasma und Kern verschwinden, flacht sich die Zelle stark ab (Fig. 23 f, g). Dabei krümmt sie sich durch und nimmt die typische Form an. Die Ränder biegen sich auf und die Krempen und Häkchen entstehen. Bei den Schillerradien des Pfaus sind diese Differenzierungen meist



stark zurückgebildet. Dafür zeichnet sich während der Verhornung im Innern der Zelle ein weiterer wichtiger Vorgang ab: das diffus gelagerte Melanin wird zu einer besonders angeordneten Aussenschicht konzentriert. Damit entsteht, wie wir noch zeigen werden, die Grundlage für die Erzeugung der Schillerfarben. Die Zellen der Radian (vergl. Längsschnittsbild Tafel II, Abb. 4) werden durch die kontinuierlich verzahnten Keratin-Tonofibrillen miteinander verbunden. Die äusserlich sichtbaren Zellgrenzen der Radian sind im Innern durch viele Windungen ineinander verzahnt, wodurch die Ästchen zu stabilen Gebilden werden (SCHMIDT u. RUSKA, 1963). (Tafel II, Abb. 4).

- d) Es folgt die Entfaltung der Radian. Die durch den Verhornungsprozess entstandene Form breitet sich durch eigene Spannung in eine bestimmte Stellung aus, in der sie erstarrt. Feuchtigkeit und Wärme (bis zu 40°) vermögen der Endform keinen Dauerschaden zuzufügen.

In der Folge müssen die Unterschiede der Entwicklungsvorgänge gezeigt werden, welche zu den verschiedenen Radianformen führen. Die Entwicklungsreihe in Fig. 23 lässt erkennen, dass zwischen den Leisten in den verschiedenen Zonen grosse Differenzen bestehen und zwar in Grösse der Leisten, Anzahl und Form der Radianzellen sowie deren Melaninfüllung. Welche Faktoren diese Ausbildungen hervorrufen, kann abgeklärt werden, wenn wir den zeitlichen Verlauf der Differenzierungsvorgänge sowie den Einfluss der verschiedenen Prozesse vergleichen. Dies ist bei der Analyse der Radian des Mittelteils leichter zu deuten, wo uns direkt vergleichbare Schnittbilder helfen. Um den zeitlichen und räumlichen Ablauf der Prozesse im Keim mit andern Bildungszonen vergleichen zu können, wollen wir hier für den lateralen Bereich während der Augbildung (Serie B) die Niveaus über dem Kragengbeginn angeben. Die Differenzierung und Farbeinlagerung erstreckt sich von 0-19 mm. Die Verhornung der peripheren Zellen beginnt auf 19 mm über dem Nabel, die der zentralen erst auf 29 mm, was einem Gefälle innerhalb der Leisten von 10 mm entspricht. Die völlig verhornten Äste und Radian treffen wir bei 35 mm an (Fig. 13).

*312. Radien des Ramus Nr. 75 (Fig. 25).*

Die Bildungsprozesse im Mittelteil der Feder, die durch das enorme axiale Wachstum gekennzeichnet sind, können bei der Analyse der Radien einen Schlüssel zur Interpretation der Radiusformen des Mittelteils geben. Wie wir schon gesehen haben, kann infolge der grossen Abstände der Rami keine geschlossene Fahne entstehen. Die Differenzierung der Radien schliesst überdies die Möglichkeit des Zusammenhalts aus. Die Ästchen zeigen einen einfachen Bau ohne Ausbildung von Hamuli und Krempen. Es besteht kein Unterschied zwischen HR und BR. Distale wie proximale Radien sind analog differenziert. Der grösste Teil des Radius wird durch die stark verlängerte Basallamelle gebildet, Differenzierungszone und Pennulum sind bedeutend verkürzt, ohne spezielle Ausbildung der Zellen. Die Basallamellen weisen bei den längsten Radien Unstetigkeiten in der Breite auf. Die letzten 8—10 Zellen haben seitliche Fortsätze, welche zu längeren Häkchen werden können. Wenn wir die Radien am Ramus Nr. 75 von distal nach proximal vergleichen, so müssen wir für die Interpretation beachten, dass die Radien der Ramusspitze im ventralen Gebiet des Keims, die der Ramusbasis im dorsalen differenziert werden. Wir können also unter der Annahme, dass die Wachstumsprozesse während der Ramusbildung sich nicht ändern, direkte Unterschiede zwischen ventraler und dorsaler Entstehung der Radien ableiten. Gegen die Spitze des Astes tritt mit der intensiven Verkürzung eine stärkere Ausbildung der Häkchen im Endteil des Radius auf. Basalwärts werden die distalen Hakenradien nur wenig kleiner und unterliegen derselben Differenzierung des Pennulums wie die Spitze des Astes. Die Bogenradien sind verlängert, wobei ein langgezogenes Pennulum (6 Zellen) auf eine deutlich erkennbare Differenzierungszone folgt.

Die Radien des Mittelteils sind gekennzeichnet durch Totalmodifikation mit starker Differenzierung der Basallamelle, welche in ihrer Breite Unstetigkeiten aufweist sowie geringe Ausbildung des Differenzierungs- und Pennulumanteils. Die längsten Ästchen zeigen den schwächsten Ausbildungsgrad, währenddem bei Verkürzung eine Zunahme der Differenzierung der Spitze auftritt.

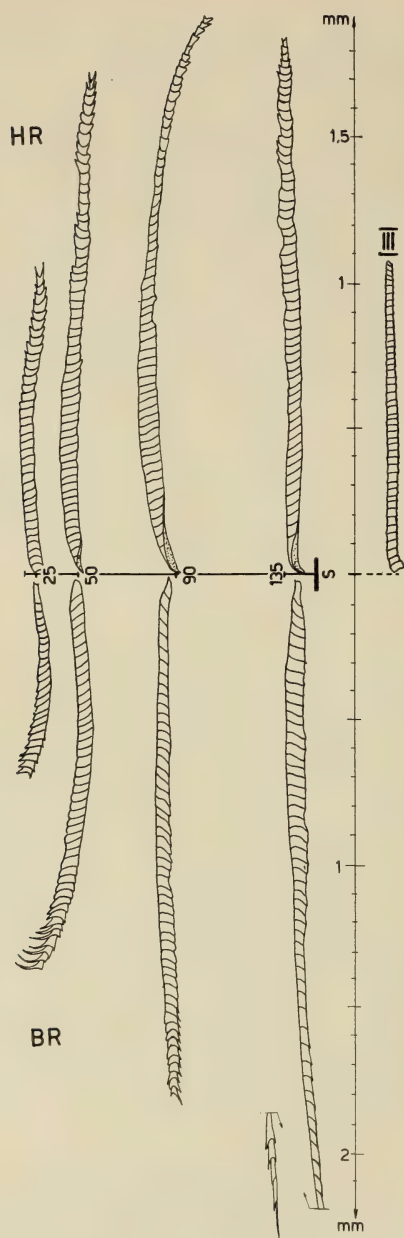


FIG. 25.

Radien des Ramus Nr. 75 (lockere Mittelzone) von Schaftansatz (S) bis 25-mm-Isochrone.

Rechts: zum Vergleich Radius des Augfelds III (vergl. Fig. 22).

*Bildung der Radian der Mittelzone (Fig. 12).*

Im Bildungsgang der gleichförmigen Radian der Mittelzone ist ein direkter Vergleich der Leistenbilder möglich. Während der Differenzierung der Radienzellen wachsen die Leisten nicht mehr. Die Melanineinlagerung bringt eine starke Verbreiterung der Zellen, welche in ihrer dichten Lagerung verhornen, ohne dass grosse Formveränderungen eintreten können. Als Besonderheit ist die ungleiche Ausbildung der Zellbreite anzugeben, was die Unstetigkeit der Basallamelle erklärt. Die Unregelmässigkeit der Zellbreite entsteht bei der Farbeinlagerung, wobei einzelne Zellen breite Köpfe bilden und den andern den Raum zur Ausdehnung versperren (Fig. 12 g, h). Die Zonierung der einzelnen Vorgänge ist im Lateralbereich wie folgt angegeben: Differenzierung und Ausgestaltung erstreckt sich von 1—17 mm über dem Kragen. Die Verhornung beginnt peripher bei 17 mm, bei den zentralen Radienzellen auf 20 mm, was einem Differenzierungsgefälle von 3 mm gleichkommt. Die endgültig verhornten Äste und Radian treffen wir auf 24 mm an. Der Vergleich mit der Augzone (Serie B) zeigt eine Verzögerung der Differenzierung, jedoch ein viel rascheres Ablaufen der Ausgestaltung und Verhornung. So beträgt die Verhornungsdifferenz zwischen peripheren und zentralen Radian nur 3 mm im Gegensatz zu 10 mm in der Augzone. Die Erklärung mit erhöhter axialer Wachstumsgeschwindigkeit des Keims bei der Entstehung des Mittelteils und Aufstau während der Augbildung lässt sich hier wiederum anwenden.

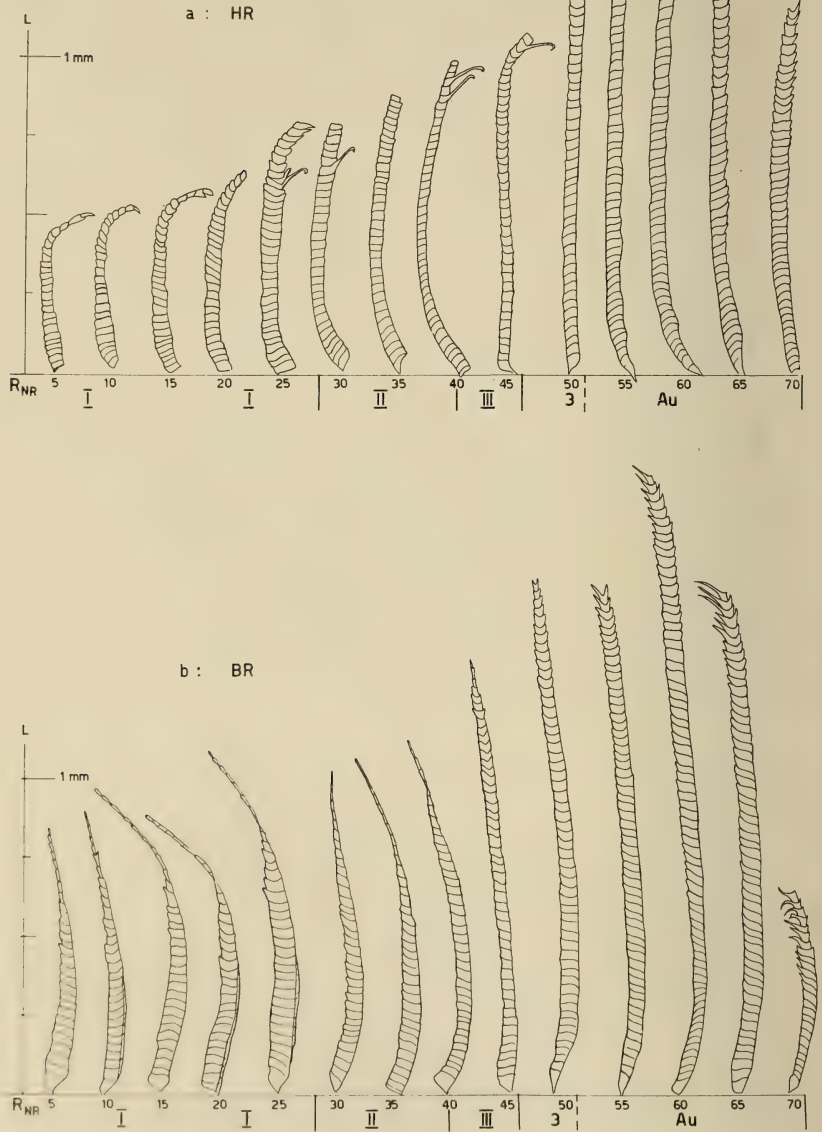
*313. Formvergleich auf der O-Isochrone (Fig. 26).*

Wie wir am Ramus Nr. 75 gesehen haben, besteht zwischen dorsalem, lateralem und ventralem Bildungsort ein Unterschied in bezug auf die Differenzierung der Radian. Diese Unterschiede müssen im Augmuster aufgezeigt werden, denn wir wandern im Keim von dorsal nach ventral sowie von der Spitze bis zum Schaftbeginn, von der Aussenzone über die Randstreifen durch die verschiedenen Augfelder. Die O-Isochrone ist die Linie, welche beim Schaftbeginn auf horizontalem Niveau im Keim die Leisten trifft. Ihre ursprüngliche Definition der C-Isochrone (LILLIE, 1936), als



FIG. 26 a, b.

Vergleich der Radien auf der O-Isochrone von Astnr.  
5-70 mit Angabe der Augfelder. a: HR; b: BR.



Ort gleichzeitiger Bildung der Leisten im Keim, kann nicht zutreffen, wie wir leicht an den Darstellungen der erzeugenden Zonen erkennen (Fig. 15 B). Deutlich treten ein ventrales und dorsales Dreieck auf, welche sich erst später in Leisten differenzieren. In Fig. 26 sind die Radien jedes zehnten Astes der Nummern 1—70 nebeneinander aufgetragen. HR und BR des gleichen Ramus liegen während der Bildung in derselben Leiste direkt nebeneinander, und zwar die HR gegen dorsal, die BR gegen ventral (in Fig. 26 untereinander). In der Aussenzone zeigen sich von Nr. 50 an zwischen BR und HR, die ausserordentlich lang und undifferenziert sind, keine Unterschiede. Wir befinden uns hier im Wirkbereich des ventralen Dreiecks. Die Wachstumsverhältnisse, die den Keim bestimmen, können sich im ventralen Dreieck, wo erst verzögert differenziert wird, nicht gleichartig auswirken. Das Maximum der Differenzierung der Radien finden wir zwischen

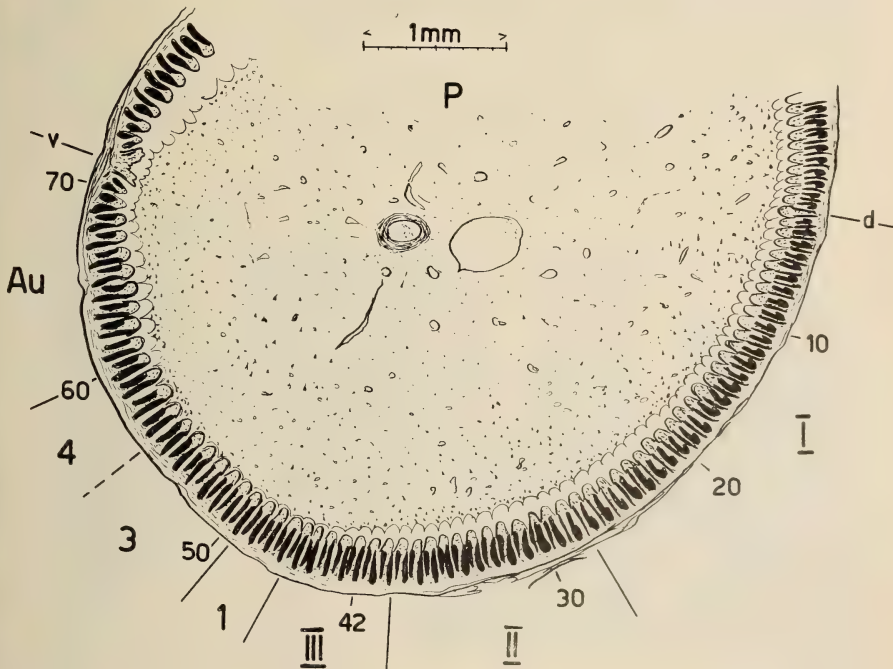


FIG. 27.

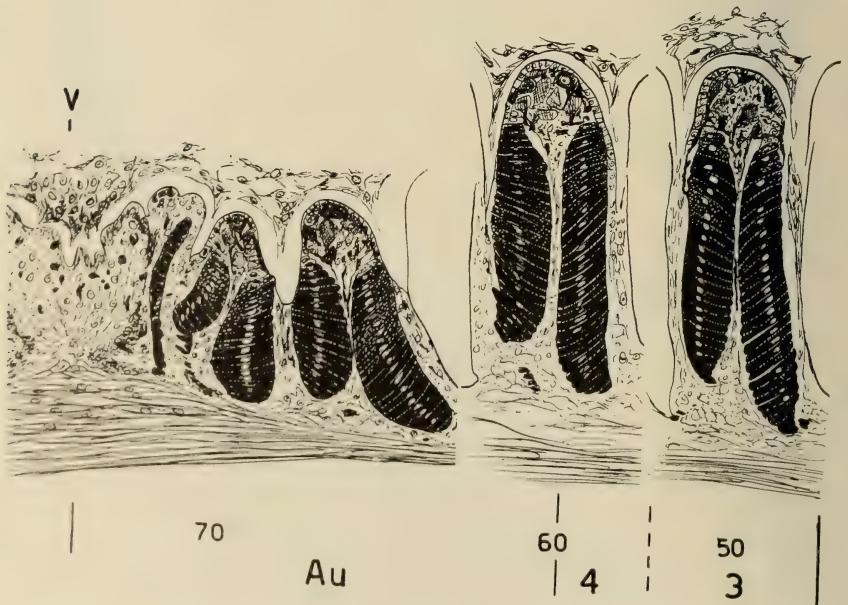
Querschnitt durch einen Keim (linke Hälfte)  
auf Höhe des Schaftbeginns (O-Isochrone).  
Angabe der Astnr. 1-70 und Verteilung des Augmusters.

Ramus Nr. 20—25 im Randgebiet des Augfeldes I. Diese Radiusformen mit der Samtstruktur der HR im Pennulum ist schon beschrieben worden. Die Übergangsradien bis zur Aussenzone zeigen mit zunehmender Länge geringere Differenzierung. Es fehlt die intensive Verkürzung im gelben Randstreifen 1. Als Übergang zum Grün ist nur der Randstreifen 3 (gelb) ausgebildet. Im dorsalen Gebiet tritt von Astnummer 20—1 Vereinfachung und Verkürzung der Radien auf. Hier ist die verzögerte Differenzierung im dorsalen Dreieck als Ursache anzuführen.

Dieser Formvergleich kann als Indiz für die auf einem Keimniveau bestehenden Gefälle der Bildung und Differenzierungsvorgänge angesehen werden. Der laterale Lokus im Keim zeigt (etwas gegen dorsal verschoben) das Maximum der Ausbildung. Nach ventral besteht ein langsames, jedoch intensives Gefälle, währenddem nach dorsal nur ein schwaches Abklingen der Differenzierung der Radien erfolgt. Für uns ist die Übereinstimmung mit der erzeugenden Zone und ihrer Linie der verzögerten Bildung von grossem Interesse.

FIG. 28 a, b.

Vergleich der Leisten auf der O-Isochrone von dorsal (Astrn. 1) bis ventral (RNR 70) (vergl. Fig. 27).  
HR = rechts (gegen d); BR = links (gegen v).

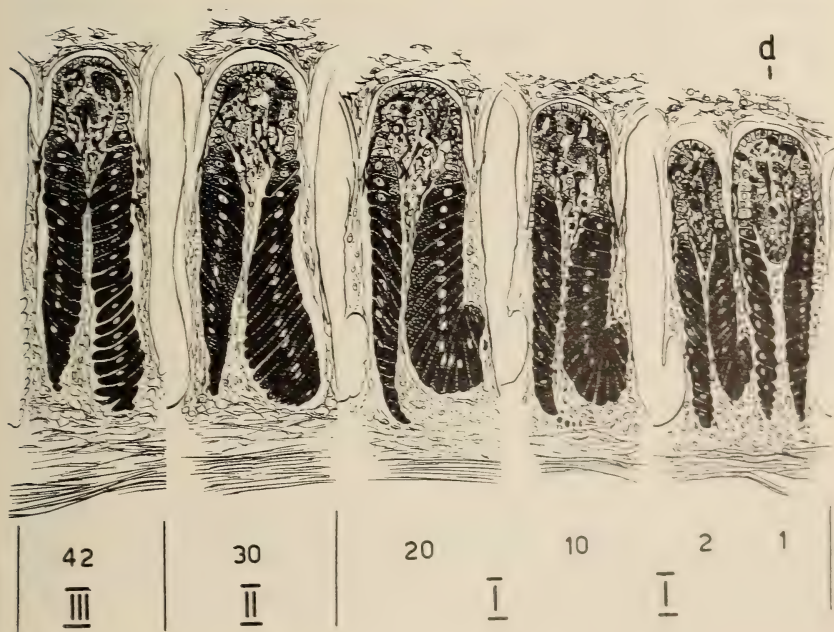




— Der Formvergleich zeigt uns, dass auf einem horizontalen Niveau im Keim wesentliche Unterschiede auftreten. Es ist jedoch nicht möglich, die verschiedenen Differenzierungen als Mass zu nehmen, um die Wachstumsprozesse im Keim zu analysieren. Da die Radienausbildung mit der Länge in einer direkten Beziehung steht, kann durch die Analyse der Länge der Radien zudem die Differenzierung eingeschlossen werden.

*Vergleich der Leisten auf der O-Isochrone im Keim (Fig. 27, 28).*

Mit Hilfe des Schaftbeginns lässt sich die O-Isochrone im Keim auffinden. Vergleichen wir die Leisten auf diesem Niveau, so durchlaufen wir von dorsal nach ventral alle Augzonen und können die Unterschiede bei der Differenzierung und Ausgestaltung feststellen. In Fig. 27 ist die Ausdehnung der Augfelder über dem Querschnitt angegeben, sowie die in Fig. 28 gezeichneten Leisten. Als erstes fällt auf, dass die Differenz zwischen dorsaler und ventraler Radiogensäule im lateralen Bereich (Nr. 42) recht gering ist, nach ventral und dorsal sich jedoch steigert. In den ventralen Leisten (Nr. 50, 60, 70) setzt ventralwärts die Differenzierung der Radienzellen





wesentlich später ein, wodurch weniger Ästchen auftreten. Die Ausgestaltung verläuft für beide Radiogensäulen gleich und es entstehen breite, eng gelagerte Radienzellen, wie wir sie schon für den Mittelteil als typisch kennengelernt haben. Wandern wir von lateral gegen dorsal (Nr. 30, 20, 10, 1), so steigert sich die Differenz zwischen dorsaler und ventraler Radiogensäule. Zudem ist die Ausgestaltung der Zellen verschieden. Schliesslich steht eine schmale, spitz auslaufende ventrale Radiogenplatte einer breiten, am Ende sogar umgelegten dorsalen Zellreihe gegenüber (Tafel II, Abb. 5 d). Da die Umbiegung der Zellreihe im Bereich des Augfeldes I bei der ersten Differenzierung nicht beobachtet werden konnte, liegt die Vermutung nahe, dass sie in Zusammenhang mit der Füllung der Zellen mit Melanin gebracht werden kann. Der Gewebedruck auf die dorsale Säule steigert sich, wie wir an der Dichte der Zellen ablesen können, gegen dorsal zu. Die Zellen werden bei ihrer Verbreiterung schräggestellt (Nr. 30) und schliesslich erfolgt die Knickung der Säule (Nr. 20, 10, 1). Diese Umbiegung der dorsalen Radiogensäule im Bereich des Augfeldes I fällt mit der Ausbildung des Pennulums als Samtstruktur zusammen. Damit ist auch der Unterschied zwischen Hakenradien, welche sich aus den dorsalen Reihen entwickeln und den ventralen Bogenradien im Keim gezeigt, eine Differenz, die sich nur in der dorsalen Hälfte des Keims auswirken kann. Die Besonderheit bei der Differenzierung der Leisten des lateralen Keimgebiets (Nr. 42) ist eine lockere Lagerung der Zellen, die bei der Melanineinlagerung oval anschwellen. Die Differenzen zwischen ventraler und dorsaler Radienseite sind gering.

Die Unterschiede, die sich bei der Ausbildung der Radien auf einer Isochrone ergeben, zeigen sich in der Zone des Wachstumsstaus (analog wie bei der Bildung der Äste) am stärksten:

- Es besteht ein von lateral nach ventral und noch intensiver nach dorsal zunehmender Unterschied in der Differenzierung und Ausgestaltung (Melanineinlagerung) zwischen ventral (BR) und dorsal (HR) gerichteter Radiogensäule.
- Die Ausgestaltung mit Melanin verändert die Radienzellform, wobei die lateralen Leisten ovale Zellquerschnitte aufweisen. Nach ventral und besonders nach dorsal sind die Zellen intensiv ausgeweitet und verbreitert. Der Gewebedruck kann im dorsalen Gebiet sogar das Umbiegen der Leisten bewirken.

314. Vergleich mit den Radien im Augbezirk einer weissen Pfauenfeder.

Da wir zeigen konnten, dass die Form der Radienzellen durch die Melanineinlagerung wesentlich verändert, ja vielleicht sogar entscheidend gestaltet wird, drängt sich der Vergleich mit der farbstofflosen Feder des Albino-Pfaus (*Pavo cristatus* var. alb.) auf (Tafel I, Abb. 2). Ein anderer Grund berechtigt uns, die weisse Augfeder direkt mit der farbigen zu vergleichen, nämlich das Auftreten von Teilalbino-Pfauen. In der Rückenflur dieser durch Kreuzung weisser und blauer Pfauen entstandenen Tiere befinden sich neben farbigen, rein weisse Augfedern, zudem wurden in unserer Zucht Augfedern mit weissem Streifen durch die Mitte des Musters gebildet. Damit ist die Annahme, dass der Unterschied der Federn auf einem blossen Fehlen des Melanins beruht und nicht auf unfassbarer Veränderung in der Erbkonstitution, wahrscheinlich. Die in Fig. 29 dargestellte Sukzession der Radien durch Aussenzone und Augfelder des weissen Ramus Nr. 10, verglichen mit Fig. 22, zeigt eine enorme Verkürzung der Radienformen (auf die Hälfte) und eine Steigerung der Differenzierung. Die Radien der Aussenzone entsprechen weitgehend der Radiusgrundform, wie sie bei *Megapodius* (Fig. 20) gefunden wurden. Gegen das Augfeld III tritt mit dem Maximum der Länge die geringste Differenzierung auf. Danach steigert sich die Ausbildung bis zur O-Isochrone mit vollständig ausgestatteten HR und BR. An Stelle des Kammpennulums wird eine normale Spitze geformt, welche auf eine Reihe von Hamuli der Differenzierungszone folgt. In bezug auf Differenzierungsgefälle und Formdifferenz innerhalb der Radien der weissen Feder sind genau dieselben Gesetzmässigkeiten zu beobachten wie beim farbigen Augmuster. Es gelten somit die analogen Wachstumsgesetze, und als einziges formdifferenzierendes Faktum bleibt die Melanineinlagerung, was nun auch durch den Formvergleich bestätigt wird. Damit wird die Bedeutung der Auffüllung der Radienzellen mit Melanin für die Formgebung der Ästchen evident. In den weissen Federn unterliegen die angelegten Radienzellen nicht der enormen Ausweitung durch die Melanineinlagerung (Fig. 24, 43). Die Radien bleiben kürzer, zarter, und die Differenzierung wird stärker. Die typische Torsion der Schilleradialien ist nicht mehr eindeutig festzustellen, und die Augfelder der

weissen Feder können nur bei schräger Betrachtung klar gesehen werden (Tafel I, Abb. 2). Das Augfeld I ist dank der Ausbildung der Differenzierungszone deutlich vom Augfeld III abgegrenzt, wo

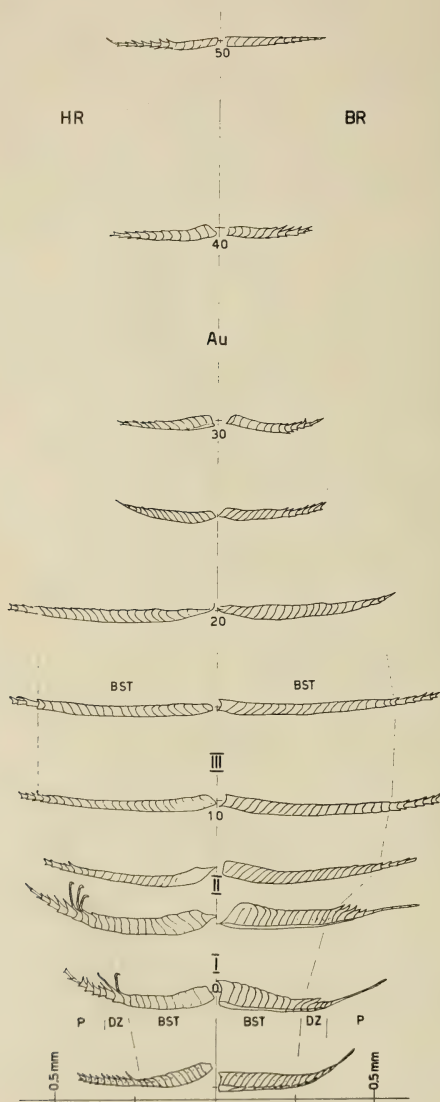


FIG. 29.

Radien einer weissen Augfeder (Ramus Nr. 10), vergl. Fig. 22.

einfache, weit abstehende Radien auftreten. Ein Zusammenhang zwischen starker Melanineinlagerung und Schillerradien ist schon 1925 durch RENSCH postuliert worden, der zwar das „Aufblähen“ der Radienzellen in Beziehung zur Schillerfarbe bringen wollte. Diese seinerzeit versuchte Erklärung (Dünnschlappphänomen an feiner Keratinhülle) ist heute hinfällig geworden.

Der Vergleich mit der weissen Feder zeigt, dass durch die Melanineinlagerung Länge, Form und Differenzierung, eventuell auch Torsion der Schillerradien wesentlich mitbestimmt werden.

### *32. Dichte und Länge der Radien*

Da wir bei der histologischen Betrachtung der Bildungsvorgänge im Keim stets unvergleichbare Leisten der verschiedenen Augzonen erhalten, wollen wir versuchen, durch genaue Analyse von Dichte und Länge der Radien noch weitere Aussagen über die Bildungsvorgänge zu machen.

#### *321. Dichte und Länge der Radien am Ramus Nr. 10 (Augzone).*

Die Analyse ist in Fig. 30 graphisch dargestellt. Ramus Nr. 10, mit einer Länge von 82,6 mm reicht von C-Isochrone -75 bis 7,6.

#### *Ramus-Radius-Rate (Fig. 30, D).*

Analog der Dichte der Äste am Schaft kann die Dichte der Radien am Ramus betrachtet werden. Die Vergleichswerte sind in Anzahl Radien pro 1 mm Ramus angegeben und aus Zählungen (Basis 0,4 mm) extrapoliert. Bei 75 mm über der O-Isochrone beginnt die Radienrate mit 23 (pro 1 mm) und sinkt im Bereich der Aussenzone auf 12 ab. Bis zum Randstreifen 4 (gelb) zeigt sich eine starke Verdichtung über 26 R/mm auf das Maximum von 33.

Gegen den gelben Randstreifen 1 fällt die Kurve steil ab bis zu Werten von 13. Konstant verläuft die Linie durch das Augfeld III, wo eine Dichte um 14 anzutreffen ist. Nun steigt die Kurve durch das Augfeld II (18—22) wiederum an, bis zu 26 bei Beginn des Augfeldes I. Hier bleibt die Radiendichte konstant und fällt nur gegen das Ende des Ramus auf 22 ab. Die Kurve der Dichte der Bogenradien verläuft analog, nur sind hier die Werte um ca. 2 gerin-



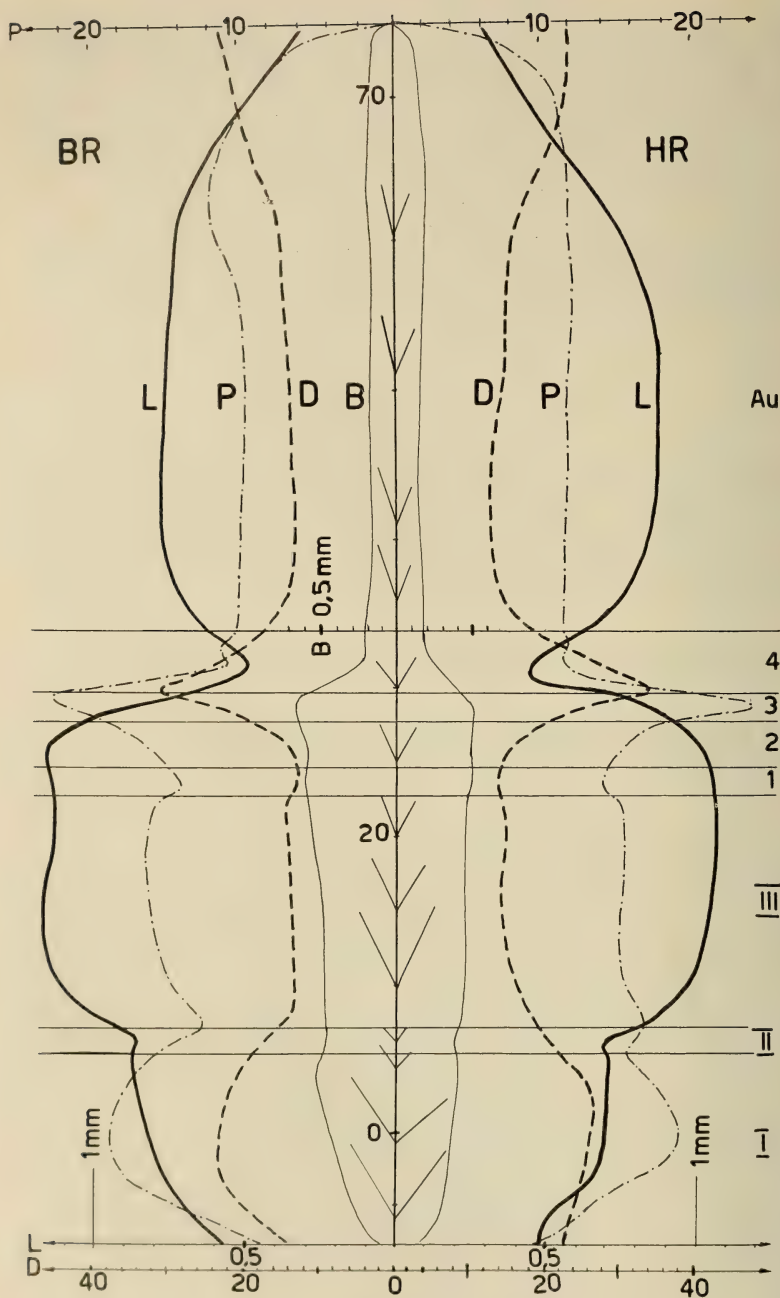


FIG. 30.

Dichte (D) und Länge (L) der Radien am Ramus Nr. 10.  
P = errechnete Produktkurve. B = Breite des Vanulums;  
Winkel der Radien zum Ast (rechts aussen Angabe der Augzonen).

ger, d. h. die Radian im proximalen Teil (im Keim nach ventral gerichtet) stehen weniger dicht.

### *Radienlänge (Fig. 30 L).*

Da die Radian gekrümmt sind, ist eine genaue Messung recht schwierig. Die Längen benachbarter Ästchen sind zudem ungleich, so dass die Kurve als Mittel gezogen wurde. An der Spitze des Ramus Nr. 10 beginnen die Radian kurz (0,3 mm) und steigen gleichmässig auf 0,9 mm in der Aussenzone an. Die plötzliche Verkürzung in diesem Gebiet, die nach ihrem Aussehen als „Frassspuren“ bezeichnet wurden (E. SAGER, 1955), werden wir in einem späteren Kapitel noch eingehend besprechen. Gegen den Randstreifen 4 verkürzen sich die Radian ausserordentlich und sind nur noch 0,45 mm lang. Wie wir schon kurz angedeutet haben, geht gegen den Bezirk A die Reduktion weiter bis zum völligen Wegfall der Radian (im Bezirk A sogar der Rami). Nun steigen die Längen der Radian rasch über 1 mm an. Im Augfeld III erreichen sie das Maximum von 1,1 mm, verkürzen sich im Augfeld II beinahe auf die Hälfte (0,7 mm). Diese Länge wird in der innersten Augzone beibehalten, und erst gegen das Ende fallen die Radian auf 0,5 mm ab. Der Verlauf der Längenkurve der Haken- und Bogenradian ist identisch, nur sind die Werte bei den BR in den Randstreifen und Augfelder um 0,1 mm höher. In der Aussenzone treten etwas kleinere Werte auf.

### *Produktkurve.*

Wenn wir die beiden Kurven miteinander vergleichen (Fig. 30), so fällt auf, dass sie reziprok zueinander verlaufen. Bei grosser Dichte verringert sich die Länge der Radian (z. B. Randstreifen 4); bei sehr langen Ästchen stehen sie weniger dicht (Augfeld III). Es scheint also, dass das Material einer Leiste des Keims auf zwei verschiedene Arten verwendet werden kann (Fig. 31):

Fall a: Wenig Radian (geringe Dichte), aber sehr lang.

Fall b: Viele Radian (grosse Dichte), aber geringe Länge.

Multiplizieren wir Dichte mal Länge, so gibt dieses Produkt an, wieviele Radienanlagen in einer Leiste hintereinander stehen. Damit ist ein Vergleichswert für das bei der Leistenbildung aufgewendete Material gefunden. Um dies zu zeigen, müssen wir die Radien senkrecht zum Ast aufzeichnen. Die Punkte, die auf gleicher Höhe im Keim stehen (Isochrone), liegen analog wie bei den Rami

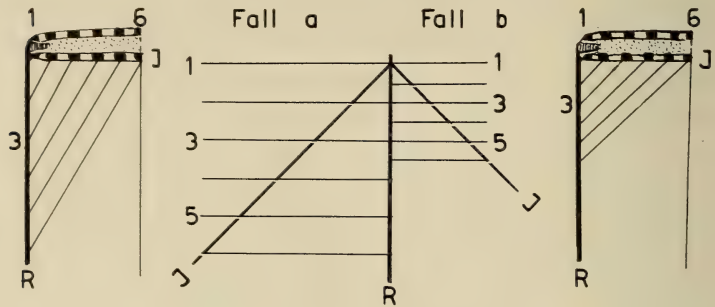


FIG. 31.

Schema: Zusammenhang zwischen Produkt und Länge und Dichte der Radien (Erklärung im Text) 1-6 Radien; R = Ramus; I = Isochrone.

auf 45°-Linien (Fig. 31 J). Der gesuchte Wert, der von den 45°-Linien getroffenen Ästchen, kann als Anzahl der Radien pro Radienlänge (als  $L \cdot D$ ) ermittelt werden (Fig. 31).

Diese Produktkurve, die den Materialverbrauch angibt (abgesehen nur von der unterschiedlichen Zelldicke, die vernachlässigt wird), verläuft wesentlich monotoner. Die Aussenzone bleibt konstant auf den Werten 11 (BR 10). Der gelbe Randstreifen 4 ergibt ein schwaches Minimum (bei Federn des Augbezirks A sinken hier die Werte auf 0). Nun zeigt sich eine starke Zunahme auf 23 im Bereich des Randstreifens 3. Der gelbe Randstreifen 1 weist wiederum ein Minimum von 13 (BR 11) auf. Über dem Augfeld III bleibt die Kurve konstant auf 15. Im Augfeld I (Augzentrum) steigt sie auf ein zweites Maximum an (HR 18, BR 20). Nach der O-Isochrone sinken die Werte rasch bis auf 10 am Ende des Ramus.

*Diskussion.*

Im Apex der Feder stehen die Rami senkrecht; demnach werden die beschriebenen Modifikationen der Radiendichte und -länge in zeitlicher Folge von der gleichen Stelle des Kragens erzeugt. Der Vergleich erlaubt uns also, unterschiedliche Bildungsgänge in den Leisten des Keims zu postulieren. Die gleichmässigen Wachstumsverhältnisse in der Aussenzone werden durch die konstante Zahl der Radienanlagen auf einem Leistenquerschnitt (Produktkurve) dokumentiert. Im Gebiet der Randstreifen zeigt sich eine sprunghafte Veränderung. Zuerst tritt eine starke Verkürzung der Radien, gefolgt von einer grossen Verdichtung, auf. Dadurch wird eine Zunahme der Ästchenzahl in den Leisten bewirkt, was einer Verdickung des Kragengewebes entspricht. Die Vergrösserung der Kragendicke kann durch einen Aufstau des axialen Wachstums zustande kommen. Da dies zugleich auch für die im Keim höherliegenden Niveaus gilt, wird in der Zone der Differenzierung eine grössere Dichte und damit eine Verkürzung der Radien bewirkt, weil keine Materialzunahme in der Leiste mehr erfolgen kann. Im stark ausgewachsenen Kragengewebe werden danach lange und dichtstehende Radien gebildet, wie sie für die andern Randstreifen typisch sind. Mit diesem Wachstumssprung vergrössert sich auch die Leistenzahl im Keim. Erinnern wir noch einmal daran, dass im caudalen Gebiet der Oberschwanzdecken an dieser Stelle als ein weiteres Phänomen der Bruchrand erscheint, welcher im Bezirk D die halbmondförmige Federkontur liefert. All dies deutet darauf hin, dass in dieser Zone ein sprunghafter Umschlag des axialen Wachstums mit vielerlei sekundären Folgen eintritt. Zudem erreicht die Differenzierung erst in diesem Zeitpunkt ihr Maximum. Die Augzone III weist einen monotonen Verlauf auf, was auf ein gleichmässiges Wachstum schliessen lässt. Gegen Ende des Augfeldes III verdichten sich die Radien; dies muss zugleich zu einer Verkürzung führen, da die Produktkurve konstant bleibt. Gegen das Augfeld I nimmt die Dichte zu, wodurch eine weitere Verkürzung der Radien erfolgt. Da jedoch die Produktkurve bis zum Schaftbeginn ansteigt, zeigt sich die Verkürzung nicht stark. Nach dem Schaftanfang sinkt die Kurve und mit ihr die Länge der Radien.



Der Vergleich der Länge und Dichte der Radien sowie ihre Anzahl pro Leiste führt zur Unterscheidung von folgenden verschiedenen Wachstumszonen im Apex der Augfeder:

	<i>Dichte</i>	<i>Länge</i>	<i>Produkt</i>	<i>Wachstum</i>
1. Aussenzone:	konst.	konst.	konst.	konstantes Wachstum
2. Randstreifen:	gross	klein	Anstieg	Wachstumsstau
3. Augfeld III:	konst.	konst.	konst.	gleichmässiges Wachstum
4. Augfeld I:	gross	konst. $\pm$	Anstieg	langsames Wachstum (Stau)
5. Schaftbeginn:	Abnahme	Abnahme	Abnahme	Wachstumsbeschleunigung

Wir können verschiedene Wachstumsgeschwindigkeiten für die Ausbildung der Radien verantwortlich machen. Damit ist eine morphologische Methode gefunden, um über einige wichtige Vorgänge im Keim, besonders den bestimmenden Faktor des axialen Wachstums, Aussagen zu machen.

322. *Dichte und Länge der Radien des Ramus Nr. 75 (lockerer Mittelteil) (Fig. 32).*

Die Radien der lockeren Zone sind für unsere Betrachtung als Vergleich zu den soeben beschriebenen Bildungen der Augfelder sehr wichtig.

Die Ramus-Radius-Rate (Fig. 32 D) ist relativ konstant und sehr hoch. Nur an der Spitze und gegen die Basis steigt die Dichte etwas an (HR auf 18—20). Im mittleren Teil liegt sie im Vanulum der HR auf 15. Die Dichte der BR ist wiederum geringer. Sie beginnt an der Spitze mit 18, sinkt allmählich auf 13 herunter und fällt gegen die Basis rasch auf 0.

Die Länge der Radien (Fig. 32 L) übersteigt 2 mm im mittleren Teil des Ramus. Gegen die Spitze zu fallen HR und BR langsam ab, währenddem nach der Basis nur die HR an Länge abnehmen, die BR jedoch auf ein Maximum von 2,5 mm ansteigen. Die letzten 5 mm des Astes sind dagegen ohne jegliche BR.

Die beiden Kurven, die wiederum reziprok zueinander verlaufen, ergeben eine ausgeglichene Produktlinie (Anzahl Radian pro Leiste, Fig. 32 P). An der Spitze des Ramus beginnt sie mit

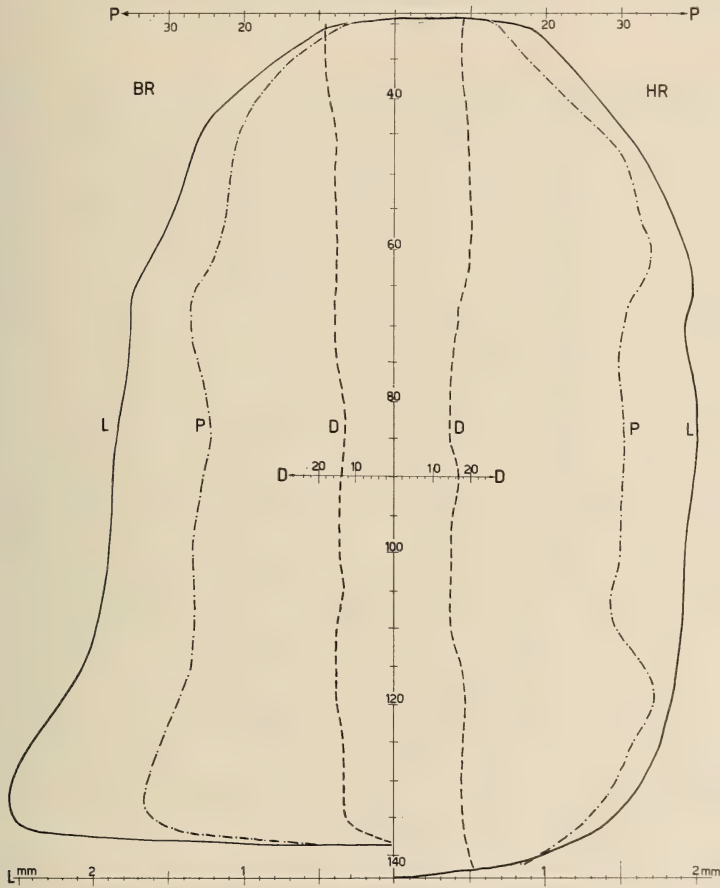


FIG. 32.

Dichte (D), Länge (L) und Produktkurve (P) der Radian am Ramus Nr. 75 (Ordinate: Distanz in mm von der O-Isochrome).

13 (HR), steigt auf ein erstes Maximum (34 HR), bleibt im mittleren Bereich konstant um 30; erreicht darauf ein zweites Maximum von 34, um gegen die Basis unter 20 abzufallen. Die Kurve der

Zellenanzahl pro Leistenquerschnitt auf der Seite der BR zeigt einen ähnlichen Verlauf, nur liegen die Werte um 4 bis 5 Radian pro Leiste tiefer. Das zweite Maximum ist weiter gegen die Basis verschoben und weist die für diese Seite höchsten Werte von 32.7 auf.

*Diskussion.* Wenn wir die Kurven diskutieren wollen, müssen wir vorerst klarstellen, dass hier die Bildung von der Spitze gegen die Basis wohl einer zeitlichen Folge entspricht, wie bei den Ästen der Augzone, da die Rami schräggestellt sind, bleiben wir jedoch nicht im gleichen Bezirk des Federkeims. Die Spitze wird im ventralen, die Basis dagegen im dorsalen Bereich des Keims gebildet.

Als erstes sticht die Konstanz der Kurven hervor. Es scheinen hier während des zeitlichen Ablaufs der Bildung gleichmässige Bedingungen zu herrschen. Das Abfallen der Kurven gegen die Spitze und Basis hängt mit dem Bildungsort im ventralen respektive dorsalen Dreieck zusammen, wo weniger Material zur Verfügung steht, was mit unseren bisherigen Resultaten übereinstimmt. Die Gegenüberstellung mit den Kurven des Ramus Nr. 10 zeigt, dass die Dichten, abgesehen von den beiden Konzentrationen, durchaus im Bereich der Werte der Aussenzone und des Augfeldes III liegen. Die Länge der Radian ist jedoch doppelt so gross wie im Augfeld III (Fig. 25). Die Kurve der Zellenanzahl pro Leiste weist daher ebenfalls doppelt so hohe Werte auf, wie der Durchschnitt der Leisten bei der Augbildung. Dieser Vergleich bestätigt, dass in dem lockeren Mittelteil andere Wachstumsverhältnisse vorherrschen als in der Augregion. Ohne eine wesentliche Veränderung der Durchschnittsdichte der Radian wird eine Verdoppelung der Länge erreicht. Dies deutet darauf hin, dass hier das Dickenwachstum des Kragens und damit der Leisten enorm gesteigert — ja, was das Gewebe, welches differenziert wird, betrifft, sogar verdoppelt wird. Die Wachstumsgeschwindigkeit muss, wie der Vergleich der Dichte der Radian zeigt, wesentlich höher liegen als in den Randstreifen und den innersten Augbezirken. Für unsere Betrachtung von grösster Wichtigkeit ist auch die Konstanz der Kurven, die darauf hinweist, dass die Schwankungen im Bereich der Randstreifen und der Augfelder ursächlich mit der Bildung dieser Muster zusammenhängen.

# 323. Länge und Dichte der Radien auf der O-Isochrone (Fig. 33).

Wenn wir auf einem horizontalen Niveau über dem Kragen, auf der Höhe des Schaftbeginns den Vergleich der Dichte und Länge versuchen, so durchwandern wir von dorsal nach ventral die

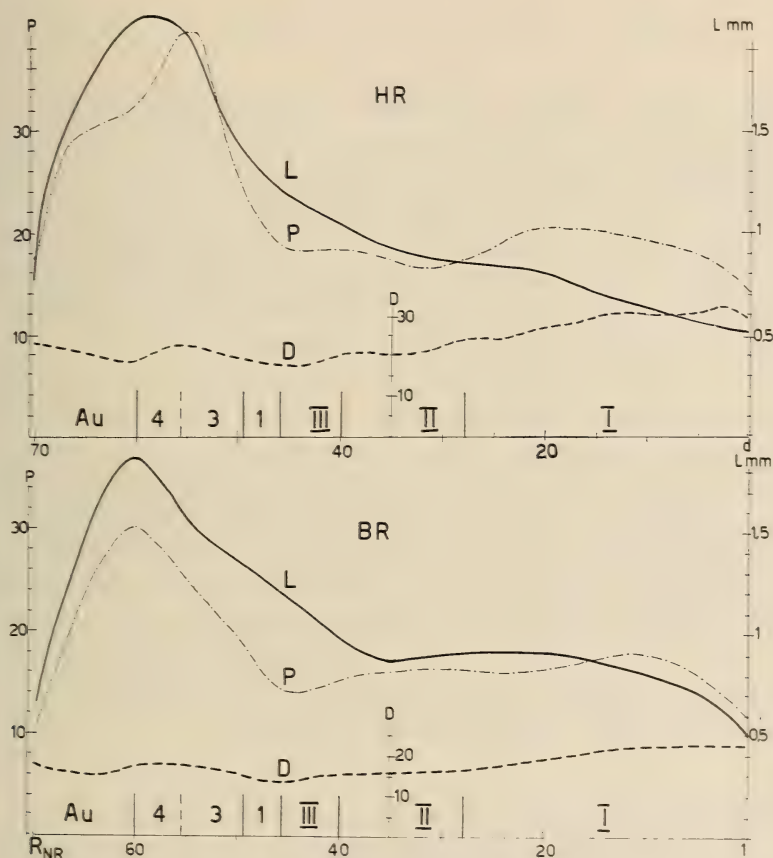


FIG. 33.

Dichte (D), Länge (L) und Produktkurve (P) der Radien auf der O-Isochrone (vergl. Fig. 26).

Augfelder. Im Unterschied zum Muster am Ramus Nr. 10 muss hervorgehoben werden, dass das Augfeld II hier eine grosse Ausdehnung erfährt. Der violette Randstreifen fehlt und der äussere



gelbe (Nr. 4) ist nur undeutlich abzugrenzen. Um zu den rundlichen Augfeldern zu gelangen, spielen sich nicht nur vertikal in zeitlicher Folge Wachstumsveränderungen ab, sondern es müssen auch horizontal auf dem Kragengewebe gleichzeitig Wachstumsdifferenzen auftreten. Durch das Zusammenwirken der vertikalen und horizontalen Gradienten im Keim entstehen die ovalen Farbfelder.

*Länge der Radien (Fig. 33 L).*

Im dorsalen Gebiet (Astnummer 1) wachsen die Ästchen von 0,5 mm allmählich auf 0,8 mm an. Gegen lateral (Augfeld II) zeigt sich eine Verkleinerung des Zuwachses, worauf die Radien im Augfeld III und in den Randstreifen rasch bis zu 2 mm anwachsen. Ventral im Keim (Aussenzone) fallen die Radienlängen stark ab auf 0,8 mm. Die Länge der BR ist dorsal etwas grösser (0,9—0,55 mm) als die HR, im ventralen Bereich des Keims sind sie jedoch kürzer (Max. 1,84 mm).

*Dichte der Radien (Fig. 33 D).*

Die Dichtekurve verläuft weitgehend reziprok zur Länge. Bei den HR mit dem Maximum von 32 im ventralen Teil (Nr. 3) fällt sie mit zunehmender Astlänge ab bis 17 beim Übergang vom Augfeld III zu den Randstreifen. Danach nimmt die Dichte leicht zu bis auf 22. Sie sinkt nach dem Randstreifen auf 17 zurück, um mit abnehmender Radienlänge im dorsalen Bereich wiederum anzusteigen auf 22. Die Dichte der BR weist dieselbe Kurve auf, liegt jedoch um 6—7 Radian pro 1 mm tiefer.

*Die Produktlinie (Fig. 33 P).*

Sie zeigt im Prinzip denselben Verlauf wie am Ramus Nr. 75, nur sehr viel ausgeprägter. Zwischen den beiden Maxima in der Mitte des dorsalen und ventralen Gebietes liegt ein flaches Minimum. Bei den HR steigt die Kurve im dorsalen Bereich auf 20 pro Leiste, sinkt lateral im Keim gegen 17-18, um nach ventral steil auf das absolute Maximum von 40 zu klettern. Bis zu Ramus Nr. 70 fällt sie wiederum stark ab. Die BR ergeben die entsprechende Produktkurve, nur etwas abgeschwächt. Das dorsale Maximum bleibt

bei 18; das Minimum im lateralen Bereich des Keims liegt um 16, am Ende des Augfeldes III sogar auf 14, danach steigt die Kurve im ventralen Gebiet auf 30 an.

Hieraus folgt, dass die BR-Seite in der Leiste stets weniger Anlagen besitzt als die nach dorsal gerichtete Hälfte der HR.

### *Diskussion.*

Was am Verlauf der Kurve besonders auffällt, sind die beiden Maxima im dorsalen und ventralen Bereich, während dazwischen (im Keim lateral) ein Minimum liegt. Wenn wir die Vorgänge im Keim betrachten, so fällt dieses laterale Minimum mit der Zone der ersten Leistenbildung im Kragen zusammen. Die angrenzenden dorsalen sowie ventralen Gebiete werden erst später differenziert. Der Kragen kann vor der Leistenbildung noch auswachsen, wodurch nachher grössere Leisten mit mehr Radienanlagen entstehen. Am Ende des ventralen und dorsalen Dreiecks muss die Kurve fallen, da dort das Kragengewebe durch das Dickenwachstum kurz vor der Leistendifferenzierung gebildet wurde. Nach den bisher gezeigten Unterschieden zwischen dem Keim vor und nach der Schaftbildung lässt sich nun ableiten, dass bei der O-Isochrone das dorsale Dreieck nicht stark zur Geltung kommt, hingegen während dem langsamen Wachstum mit intensivem Dickenzuwachs des Keims im ventralen Bereich ein extremes Maximum der Produktkurve auftreten muss.

Beim Ramus Nr. 75 wirkt sich ventrales und dorsales Dreieck gleichmässiger aus; das Minimum im lateralen Gebiet ist jedoch weniger ausgeprägt.

Damit haben wir einen neuen grundlegenden Faktor im Differenzierungsvorgang der Leisten gefunden, welcher die Grösse der Leiste und so die Anzahl der Radienanlagen bestimmt. Da Länge und Form, wie wir schon gesehen haben, korreliert sind, kann sich das dorsale Augfeld I nicht über den ganzen Keim erstrecken. Die Dichtekurve ist, wie wir vermuten, ein Repräsentant der Geschwindigkeit der Vorgänge. Der monotone Verlauf zeigt, dass die axialen Wachstumsprozesse konstant sind. Die Abweichungen dorsal und ventral im Keim entstehen dadurch, dass diese Regionen nicht gleichzeitig mit dem lateralen Bezirk in Leisten differenziert werden und damit unter andern (beschleunigten) Wachstumsbedingungen stehen.

### 33. Frassspuren

In der Aussenzone der Augfedern bis zur O-Isochrone und in der lateralen Fahne der Federn des Bezirks C treten als eigenartige Unstetigkeiten in der Radienbildung die sogenannten „Frassspuren“ auf (SAGER, 1955, p. 41). Durch plötzlichen Wegfall ganzer Radien oder nur deren Spitzen entstehen Lücken im Vanulum, die das Erscheinungsbild stark beeinträchtigen (Fig. 34).

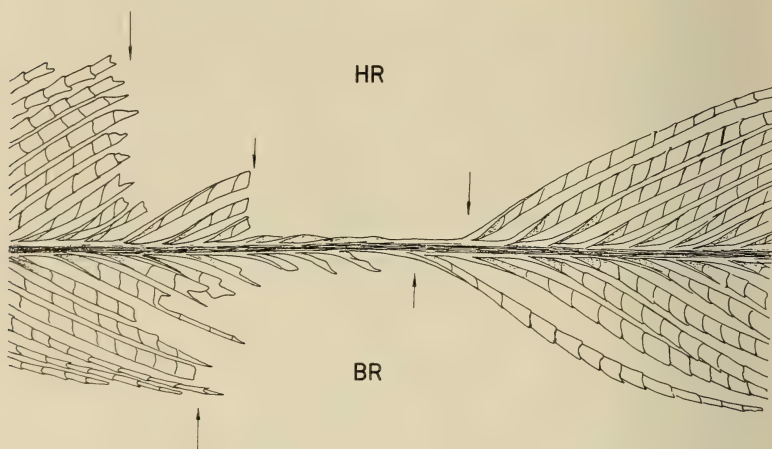


FIG. 34.

„Frassspur“: Ausfall der Radien (Pfeil) in der Aussenzone der Augfeder.

Wenn wir eine Frassspur genau betrachten, so zeigt sich, dass entlang einer scharfen Linie (Pfeil) die Radien z. T. mitten durch die Zellen abgebrochen sind. Nach einer Lücke, die bis zu einem Millimeter betragen kann, setzen die Ästchen wieder normal an. Der Ausfall sieht bei oberflächlicher Betrachtung aus wie der Frass von Federlingen (Name), ist jedoch eine im Keim gebildete Struktur, da sie jede Feder von Anbeginn besitzt. Die Reduktion der Radien kann verschieden stark sein. Dabei ist ein genereller Unterschied zwischen HR und BR festzustellen. Der Ausfall der distalen HR ist stärker und beginnt früher. So können kleinere „Frassspuren“ nur die HR betreffen, währenddem die BR unbeeinflusst bleiben. Als weiteres Phänomen wird die Spitze des Astes oft durch eine solche Frassspur verkürzt, wobei der Bruchkante folgend auch der Ramus reduziert wird.



Bevor wir uns der Bildung im Keim zuwenden, muss klargestellt werden, dass es sich um keine sogenannten „Fehlstreifen“ handelt (Tafel I, Abb. 1). Bei den F-Isomorphen (vergl. p. 278) werden die Radien (ev. Rami) entlang einer C-Isochrone (nur geringe Abweichungen im dorsalen und ventralen Gebiet) reduziert. Die Frassspuren sind absolut unregelmässig verteilt und nur selten zwei benachbarte Äste zugleich betroffen, obwohl jeder Ramus der

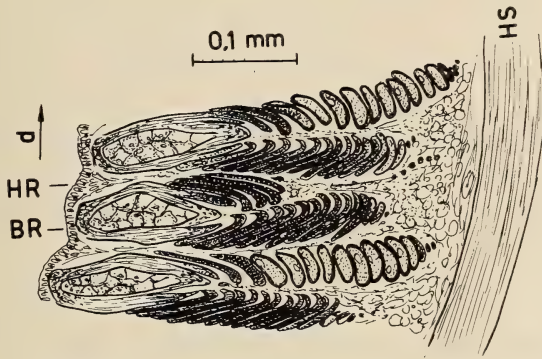


FIG. 35.

„Frassspur“ im Keim (Reduktion der peripheren Radienzellen, HR stärker als BR).

Aussenzone 5—10 solcher Lücken aufweist. Das Bild der Anlagen im Keim in Fig. 35 zeigt, dass die dorsale Radiogenplatte nur wenige Zellen differenziert hat, währenddem die Reduktion die BR praktisch nicht betrifft. Der Ursprung der Frassspuren liegt in der Differenzierungszone. Besinnen wir uns darauf, dass während der Bildung dieser Zone der Keim stets zunehmendes Dickenwachstum mit Leistenvermehrung zeigt. Geringe Schwankungen der Dickenwachstumszunahme können zu Unstetigkeiten in der Leistenbreite führen. Die Differenzierungsintensität hat noch nicht ihr Maximum erreicht, so bleibt die Radienbildung auf der früher und intensiver reagierenden HR-Seite aus. Es scheint auch, dass nicht genügend Raum für sie vorhanden ist, da die benachbarten Leisten zuviel Zellmaterial beansprucht haben. Bei der späteren Verhornung wird der Bruchrand noch verstärkt, zudem fallen die Spitzen der Radien, deren Basis nicht mehr differenziert wurde, weg. So genügt ein zeitlich kurzer Ausfall der Radiendifferenzierung, um eine recht grosse Lücke im Vanulum zu verursachen.



Durch die Häufigkeit der Frassspuren wird eine optisch wirksame Veränderung der Fahne der Aussenzone erreicht, die besonders im Türkis der Lateralfeder (Fig. 5 C) hervortritt. Die Frassspuren sind jedoch nicht nur als zufällige Unregelmässigkeiten bei den Bildungsvorgängen im Keim zu deuten, sondern werden in die Gesamterscheinung einbezogen und bilden einen reproduzierbaren, also erblich fixierten Bestandteil der Pfauenfedern.

### 34. Stellung der Radian

Neben der Differenzierung der Form zum abgeplatteten Schillerradius mit Reduktion des Pennulums und des Differenzierungsteils spielt die Stellung der Radian in der Federfahnenenebene eine entscheidende Rolle bei der Wirkung der Farben. Die einheitlich spiegelnde Fläche wird erreicht, indem die Ästchen am Grunde eine Torsion um  $90^\circ$  aufweisen, wodurch ihre Breitseite in die Federebene eingedreht wird. Wenn wir die in Fig. 10 dargestellten Querschnitte durch Äste mit den abgehenden Radian vergleichen, so fällt uns auf, dass mit der Ausbildung des Schillerradius seine Stellung gekoppelt ist. Den optimalen Typ finden wir im Augfeld II vor, wo dachziegelartig die Radian übereinander liegen. Gegen die Aussenzone tritt eine Wölbung der Radian auf. Zudem sind die sehr langen Ästchen der Randstreifen an ihrer Spitze nicht mehr präzise geordnet, wodurch sie ineinander greifen. Im Augfeld I wird das speziell differenzierte Pennulum zum Teil zurückgedreht, so dass die Kammstruktur senkrecht zur Fahnenenebene steht, was eine starke Samtwirkung ergibt. Im Mittelteil der Feder zeigen die BR die charakteristische Drehung um  $90^\circ$  am Grunde nicht deutlich und so richten diese Radian die Schmalseite gegen die Fahne. Auch fällt die ungleiche Ausbildung des Vanulums der BR und HR auf. Die HR stehen auf der proximalen Seite oft senkrecht vom Ast ab; dies führt zu einer Vanulumsbreite, die beinahe an die Länge der Radian herankommt (um 1,8-1,9 mm). Die BR liegen sehr flach (Winkel Ramus-Radius:  $30^\circ$ ) und ihre Spitzen sind gegen den Ast eingebogen. So entsteht ein sehr schmales Vanulum (0,6 mm), obwohl die BR praktisch gleich lang sind wie die HR. In den Augfeldern lassen sich die in Fig. 30 dargestellten Winkel zwischen Ramus und Radian feststellen, welche mit der

unterschiedlichen Länge die stark variierenden Vanulumbreiten ergeben. Auch hier stehen die HR steiler vom Ast ab als die BR, so dass ein Zusammenhang zwischen der Lage im Keim und dem bei der Verhornung gebildeten Winkel zum Ast vermutet werden kann. Zudem scheint die lockere Anordnung der Leisten im Keim des Mittelstücks an der intensiven Schrägstellung beteiligt zu sein, da sehr viel Raum bei Verhornung und Entfaltung zur Verfügung steht. Dichtgelagerte und kurze Radien (Augfeld I, Randstreifen 4) zeigen die grössten Winkel zum Ast ( $35\text{--}50^\circ$ ); währenddem lange und weniger dicht angeordnete Radien eine Neigung von  $20\text{--}30^\circ$  aufweisen (Aussenzone, Augfeld III). Auf diesen Zusammenhang sind wir auch bei der Bildung der Radien in der Leiste gestossen (Fig. 24).

### 35. Färbung der Radien

Durch die Analyse der Formelemente wurde das Muster auf der Feder noch keineswegs beschrieben. Das gesamte Augbild ist auf der verschiedenen Färbung der Radien aufgebaut. Die Form trägt nur im Augfeld I durch die Samtstruktur stark zur Wirkung des Auges bei. Beim weissen Pfau kann die Erscheinung der Augfeder ohne Farbe genau beobachtet werden (Tafel I, Abb. 2). Allein Randstreifen 4, Augfeld III und I sind bei flacher Betrachtung zu unterscheiden.

Die Schillerfärbung beruht, wie schon NEWTON 1704 erkannt hat, auf der Interferenz des Lichtes, wobei aus dem weissen Licht Komponenten ausgelöscht, andere jedoch verstärkt und dadurch als leuchtende Farbe zurückgestrahlt werden. Je nach dem Einfallswinkel ändert diese Farbe, was als das Phänomen des Irisierens bezeichnet wurde. Diese physikalische Farberzeugung, welche also nicht auf der Einlagerung verschiedener Farbstoffe beruht, sondern auf einer Struktur, ist als Schillerfärbung der Federn bekannt. Wir müssen noch die sogenannte „Blaustruktur“ abtrennen, wobei die starke Beugung des kurzwelligen Lichtes durch eine Struktur im Bau des Ramus zur Blaufärbung führt (Tyndallphänomen). Der Schiller wird, wie wir schon an der Form (Abplattung der Radien und Drehung um  $90^\circ$ ) erkannt haben, ausschliesslich in den Radien erzeugt. In ihnen muss eine Struktur

ihren Sitz haben, welche diese leuchtende Farbenpracht und somit das komplizierte Muster aufbaut. Unsere morphologische Analyse wird nun in den Feinbau der Radien eindringen, um dort nach dieser bisher unbekannten Struktur zu suchen. Zuerst jedoch soll das Erscheinungsbild der Farben so präzise als möglich geklärt werden.

### 351. Makroskopische Betrachtung der Feder.

Die Grundfarben der einzelnen Augfelder bei diffuser Beleuchtung haben wir bei der einführenden Darstellung schon beschrieben (p. 280). Für die Untersuchung des Schillerphänomens ist die Veränderung der Farbe je nach Einfallswinkel des Lichtes von grosser Bedeutung. Lassen wir von einer punktförmigen Lichtquelle ein Strahlenbündel auf die intakte Feder einfallen, so können bei makroskopischer Betrachtung die folgenden Feststellungen gemacht werden:

1. Die intensivste Schillerfarbe tritt auf, wenn Einfalls- und Beobachtungswinkel gleich sind. Verändern wir diesen Winkel, so lassen sich die in Tab. 1 dargestellten Farbveränderungen beobachten. Setzt sich der Farbeindruck aus verschiedenen Komponenten zusammen, wird der Hauptanteil zuerst, die schwächeren Nuancen nachher genannt.

TABELLE 1.

*Einfallswinkel = Beobachtungswinkel*

Farbzone	90°	70°	50°	30°	10°
I	blau	dunkelblau	schwarzblau	schwarzviolett	schwarz
II	türkisgrün	türkisgrün	blau	violettblau	violett
III	rotbraun	braunrot	braun	braungrün	graugrün (braun)
1	goldgelb	gelbgrün	grüngelb	blaugrün	blaugrün
2	violett	violettgrün	dunkelgelbgrün	dunkelgrün	dunkelgrünblau
3	rotgelb	goldgelb	grüngelb	dunkelgrünblau	dunkelblaugrün
4	gelbgrün	grüngelb	dunkelgrün	blaugrün	blau (grün)
Au, M	rotgrün (bronze)	grünrot	grün	blaugrün	blau (grün)



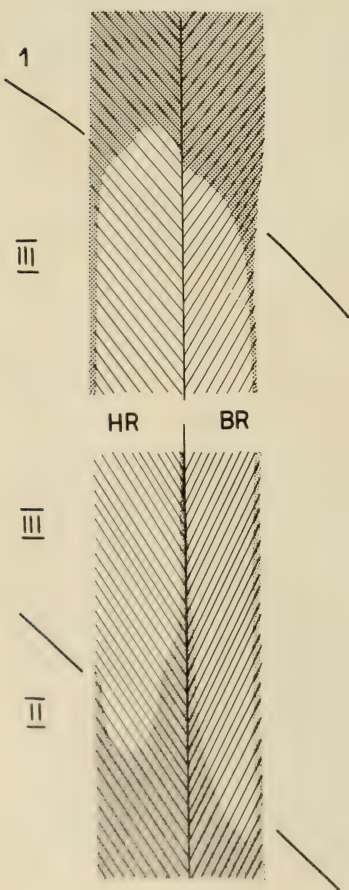
2. Bei Verkleinerung des Winkels verschieben sich die reflektierten Farbtöne gegen den kurzwelligen Bereich des Spektrums. Wird der Winkel kleiner als  $50^\circ$ , so zeigt sich eine zunehmende Schwarzkomponente, welche bis zum Erlöschen der Farbe (bes. Augfeld I) führen kann.
3. Wird der Beobachtungswinkel bei konstantem Lichteinfall variiert, verändert sich besonders die Intensität des Lichtes, der Farbeffekt jedoch wesentlich geringer.
4. Dasselbe gilt für den umgekehrten Fall, wo der Beobachtungswinkel konstant gehalten wird. Verkleinern wir relativ zum Beobachtungswinkel den Einfallswinkel, so tritt stets eine Blaukomponente zur Normalfarbe. Bei sehr flachen Winkeln kann an einzelnen Stellen im Mikroskop deutlich weisses Licht gesehen werden, was der Totalreflexion an der Oberfläche entspricht (Winkel für Totalreflexion an Horn:  $\alpha = 42^\circ$ ).
5. Bei der Untersuchung ist uns aufgefallen, dass die Abhängigkeit der Farben vom Einfallswinkel des Lichtes wesentlich geringer erscheint als bei andern Federn mit Schiller.

### 352. *Farben der einzelnen Radien.*

Wie wir gezeigt haben, ist es nicht möglich, eine präzise Farbe anzugeben, weil diese vom Einfallswinkel abhängig ist. Da die einzelnen Radien leicht durchgebogen sind, müssen die vorher beschriebenen Farben als Mischeffekt vieler Einzelkomponenten angesehen werden. Wenn wir im Mikroskop die Farben der Radien betrachten, so müssen wir Auflicht oder Dunkelfeld verwenden. Bei Durchlicht tritt nur das Braun des eingelagerten Melanins in Erscheinung. Es sollen hier diejenigen Radien besonders herausgegriffen werden, welche keinen einheitlichen Farbeffekt zeigen, wobei die Unterschiede nicht durch verschiedene Stellung zum Lichteinfall zu erklären sind, sondern durch andere Farbstruktur. Als erstes muss der Goldton der Randstreifen 4 und 1 erwähnt werden. Kein Radius ist rein gelb, stets sind die Basis und das Endstück grün, währenddem im Mittelteil ein Rotgelb auftritt. Im violetten Randstreifen 2 ist keine reine violette Farbe zu



beobachten. Einzelne Zellen erscheinen rot bis rotgelb, andere und besonders Spitze und Basis wechseln von grün bis blau. Der violette Farbeffekt dieser Zone muss als Mischfarbe der verschiedenen Komponenten aufgefasst werden. Im Augfeld III sind die letzten Zellen an Spitze und Basis der Radien intensiv dunkelgrün gefärbt. Der grüne Basisteil kann vollständig reduziert werden, währenddem an der Spitze eine grüne Zelle verbleibt. Am reinsten ist die Farbe in den breiten Radien des Augfeldes II ausgebildet. Im Augfeld I konzentriert sich die blaue Färbung auf das Pennulum. Die Basallamelle erscheint zum Teil violett, danach erlischt der Schiller und der Radius wird dunkelbraun. Die BR können sogar vollständig ohne Schiller sein.



353. Verlauf der Farbgrenzen auf den Radien.

Als Beispiel nehmen wir die Übergänge vom grüngoldenen Randstreifen 1 ins braune Augfeld III und danach ins türkisfarbene Augfeld II. Wir wählen den Ramus Nr. 25, durch den die Farbkonturen leicht schräg hindurchlaufen (Fig. 36). Der braune Farb- rand biegt von den grünen Spitzen der HR einwärts, erreicht seine höchste Stelle im mittleren Bereich der Basallamelle und sinkt gegen die Basis wieder ab. Die BR zeigen ein wesentlich verzögertes Einsetzen des Brauns, jedoch vermag sich die braune Farbe nie bis zu den Spitzen der Radien auszu- breiten. So entsteht eine schräge

FIG. 36.

Verlauf der Farbgrenzen am Ramus Nr. 25 (rechts). (1: gelber Randstreifen; III: braunes Augfeld; II: türkisgrünes Augfeld).

Farbgrenze von dorsal nach ventral abfallend. Beim Übergang von Braun zu Türkisgrün verläuft die Farbgrenze spiegelbildlich. Das Grün tritt zuerst in den Spitzen und der Basis der HR auf, vermag sich im mittleren Bereich des Radius aber erst später durchzusetzen. Diese Verzögerung ist in den BR noch verstärkt, wodurch wiederum ein schräger Verlauf der Farbkurve entsteht. Der Farbumschlag erfolgt plötzlich und betrifft ganze Zellen des Radius. Es können zwischen vielen braunen Zellen einige grüne eingestreut sein. Beim Übergang von Braun ins Türkis sind zudem oft gelbgrüne Zellen dazwischen gelagert. So hat z. B. ein Radius an der Spitze 3 Zellen grün, 2 braun, 1 grün, 1 braun, 2 grün, 2 braun, die restlichen 18 Zellen grün.

Betrachten wir den Verlauf der Farbgrenzen im Keim, so ergeben sich die folgenden Gesetzmässigkeiten:

1. Das Braun dringt gegenüber dem Grün zuerst im mittleren Bereich des Radius durch und erst nachher in Basis und Spitze. Beim Übergang von Braun (langwelliges Licht) zu Grün (kurzwelligeres Licht) zeigt sich der umgekehrte Farbverlauf. Das braune Augfeld wirkt demnach, wie wenn es die andern überlagert hätte. Die mittleren Zellen, welche zuerst gefärbt wurden, also am schnellsten ansprechen, verlieren zuletzt diese Farbe, wenn die Überlagerung durch Braun aufhört.
2. Die BR reagieren später als die HR. Es besteht im Keim vor der Schaftbildung ein Gefälle von dorsal nach ventral.

Bevor diese Eigenheiten der Farbbildung im Keim diskutiert werden können, müssen wir zuerst abklären, worauf der Unterschied zwischen den einzelnen Farben beruht.

### *36. Erklärung der Schillerstruktur*

Die lichtoptische Untersuchung von Radienschnitten vermochte keinen Aufschluss über die feine Schillerstruktur zu geben, so musste zur elektronenmikroskopischen Untersuchung übergegangen werden (Tafel IV, Abb. 6, 7). Diese Resultate sind in einer speziellen Publikation (DURRER, 1962) ausführlich dargestellt und diskutiert worden. In der vorliegenden Arbeit sollen nur die wesentlichsten Ergebnisse zusammengefasst werden. Die Diskussion der älteren Literatur über Schillerfarben ist in der Arbeit

von DORST (1951) im Überblick referiert. Als erster bringt NEWTON 1704 die Schillerfarben der Feder in Beziehung mit dem Dünnschlittphänomen. RENSCH (1925) und ELSÄSSER (1925) machen dafür ein dünnes Oberflächenhäutchen der Radien verantwortlich. DORST (1951) stellt bei Kolibris eine lamelläre Schichtung im Melanin der Radien fest, währenddem SCHMIDT (1952) die einzelnen Melaninkörner für die Erzeugung des Schillers als wesentlich erachtet.

In jüngster Zeit sind nun durch elektronenmikroskopische Untersuchungen für die Kolibris (GREENEWALT, BRANDT, FRIEL, 1960; SCHMIDT, RUSKA, 1962) ovale Melaninkörner nachgewiesen worden, welche als inhomogenes Milieu (eine Matrix von Melanin schliesst in vielen Kammern Luft ein) nach dem Prinzip „Farben dünner Blättchen“ die Schillerfärbung erzeugen. Bei Nektarvögeln werden die dünnen Blättchen durch kompakte, flache, längliche Melaninkörner gebildet, welche zu Schichten mit bestimmtem Abstand zusammengefügt sind (DURRER u. VILLIGER, 1962). Für *Lophophorus* (SCHMIDT, RUSKA, 1962) sind runde luftgefüllte Melaningranula gefunden worden, wobei SCHMIDT neben dem Dünnschlittphänomen auch Gitterwirkung vermutet.

### 361. Elektronenoptischer Befund an Radienschnitten.

Querschnitte durch Radien zeigen im Lichtmikroskop (Tafel IV, Abb. 6) nur eine deutliche Gliederung in eine dunkle, dicht mit Melaninkörner angefüllte Aussenzone und einen Innenraum, wo wenige Melaningranula zerstreut liegen. Bei elektronenoptischer Untersuchung erscheint im Querschnittsbild die Aussenzone als regelmässiges Gitter von Melaninkörner (Tafel IV, Abb. 7, 8; Tafel V, Abb. 9). Im Längsschnitt (Tafel V, Abb. 10; Tafel VI, Abb. 11) zeigt sich, dass die Melaninkörner 1  $\mu$  lange und 0,1  $\mu$  dicke Stäbe sind, die hintereinander liegen. Daraus lässt sich ein Raumbild der Feinstruktur im Innern der Radien entwerfen (Fig. 37), wobei folgende Punkte festgehalten werden können:

- Der Radius ist von einer kompakten Keratinhülle umgeben.
- In dieses Keratin ist eine erste Schicht von Melaninstäbchen eingelagert, die in Reihen hintereinander liegen. Sie verlaufen in bestimmtem Abstand in der Längsrichtung des Radius.



- Senkrecht unter den Stäben der ersten Gitterebenen liegen die Melaninkörner weiterer Schichten, die entsprechend gebaut sind.

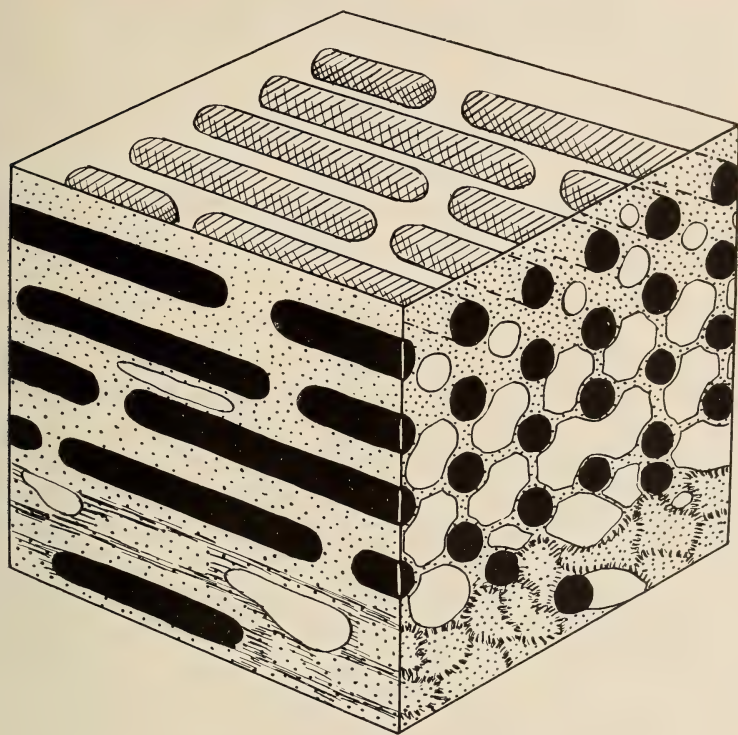


FIG. 37.

Raumschema des Gitters der Melaninkörner in der Aussenzone eines Radius des Pfaus. Aufsicht; Längsschnittsbild (links), Querschnittsbild (rechts); Keratin: punktiert (Tonofibrillen: gestrichelt); Melanin: schwarz; Lufträume: weiss.

- So entsteht ein regelmässiges Raumgitter, dessen Ebenen als Strichgitter aufgebaut sind.
- Keratinwände verbinden die Melaninstäbe der Gitterebenen.
- Zwischen diesen Hornwänden sind aussen kleinere, nach innen grösser werdende Lufträume eingeschlossen.
- Der Innenraum des Radius ist mit längsgerichteten Tonofibrillen angefüllt. Nur wenige Melaninkörner und Luftblasen liegen im Keratin, auch sie sind in der Längsachse ausgerichtet.



- Das Gitter biegt an den Kanten der Radien um, ohne dabei die Abstände der Schichten zu ändern (Tafel IV, Abb. 7).
- Von grossem Interesse ist der Verlauf der Melaninkörner und Tonofibrillen in den Zellgrenzen (Tafel VI, Abb. 11).

Bei durchfallendem Licht erscheinen die Zellgrenzen stets als helle Linien, sind also melaninfrei. Dies finden wir auch im elektronenoptischen Bild bestätigt, wo die Aussenzone durch eine Lücke im Gitter der Melaninkörner unterbrochen ist. Im Innenraum verlaufen die Zellgrenzen stark ineinander verzahnt (Tafel II, Abb. 4).

Vergleichen wir mit Schnitten durch nichtschillernde Radien:

1. Im Pfauenaugmuster weisen besonders die Bogenradien im Augfeld I nur teilweise Schiller auf. Im elektronenoptischen Bild (Tafel VI, Abb. 14) zeigt sich, dass bei nichtschillernden Stellen das Gitter der Aussenzone fehlt. Im Innenraum befindet sich dafür eine Vielzahl von Melaninkörnern, die alle in der Längsachse parallel zu den Tonofibrillen gerichtet sind. Wo kein Gitter auftritt, erstreckt sich diese Innenzone bis an die Umgrenzung der Radien. Bei Ansätzen zur Bildung eines Gitters zeigt sich als erstes eine äussere Schicht, danach in bestimmten Abständen Teile weiterer Ebenen. Die Melaninkörner haben bei dieser Einordnung zum Gitter die Eigenheit, sich unter- und hintereinander zu Reihen anzuordnen, die senkrecht zur Oberfläche stehen.
2. Die Radien des albinotischen Pfau weisen ein völlig melaninfreies Querschnittsbild auf. Keine Keratinstrukturen lassen auf die Anlage eines Gitters, bei dem bloss die Melaninkörner fehlen, schliessen.
3. Schnitte durch das braune nichtschillernde Juvenilgefieder der einjährigen Pfauenmännchen (Adultkleid erst im 3. Jahr) zeigen wenige grössere Melaninkörner, die ohne Ordnung in einer sonst kompakten Hornschicht eingebettet sind (Tafel VI, Abb. 12, 13). Die Melaninkörner sind von granulöser Struktur und zudem nicht geradlinig gestreckt. Auch sind nicht alle in der Längsrichtung der Radien orientiert (Tafel VI, Abb. 12). Daraus lassen sich wesentliche Schlüsse ziehen:

- Der Schiller ist eindeutig an das Gitter der Aussenzone gebunden.
- Die Bildung des Gitters erfolgt von aussen nach innen im Zusammenhang mit dem Verhornungsprozess der Radien (Schnitte durch unverhornte Zellen zeigen eine diffuse Lagerung der Melaninkörner).
- Im Hornmantel besteht keine spezielle Grundlage für ein Gitter (Albino).
- Anzahl, Form und Aufbau der Melaninstäbe sind im Zusammenhang mit dem Verhornungsprozess Grundlagen zur Gitterbildung.

### *362. Physikalische Erklärung der Interferenz am Gitter der Aussenzone.*

Das bisher von den meisten Forschern angegebene Prinzip „Farben dünner Blättchen“ kann nicht angewendet werden. Es ist auch möglich, dass durch Beugungserscheinungen (Diffraktion) Interferenz hervorgerufen wird. An Teilchen, die gegenüber den Lichtwellenlängen klein sind, tritt Beugung und damit Reflexion einer Komponente des Lichtes auf. Für alle Einzelheiten der Ableitung und physikalischen Diskussion verweise ich auf die bereits erwähnte Arbeit (DURRER, 1962).

Um physikalische Gesetze auf das Melaninkorngitter der Aussenzone anwenden zu können, müssen wir die Abstände der Gitterstäbe ausnützen. In Tab. 2 wurde der horizontale Abstand der Melaninkörner (Bezeichnung  $a$ ) und zwar von Zentrum zu Zentrum, und der Abstand der Gitterebenen (Bezeichnung  $d$ ) gemessen. Es wurden aus vielen Messungen (über 100 Aufnahmen) die Durchschnittswerte berechnet und die Streuung  $\sigma$  angegeben.

Zwischen den Werten  $a$  und dem Farbwechsel der Augfelder besteht kein direkter Zusammenhang. Die Abstände der Gitterebenen  $d$  verhalten sich jedoch in einer direkten Beziehung zur Wellenlänge der erzeugten Farbe. Zudem überrascht die Genauigkeit, mit der die Werte eingehalten werden. Nur im violetten Randstreifen 2 sind die Schwankungen grösser, so dass wir diesen Fall speziell diskutieren werden.

TABELLE 2.  
*Ausmessung der Gitter*

Farbzone des Aug- musters	Farbe bei diffuser Beleuchtung	Anzahl der Schichten	Horizontaler Abstand der Melaninstäbe a in $\mu \pm \sigma$ Durchschnittswerte (Extremwerte)	Abstand der Gitterebenen d in $\mu \pm \sigma$ Durchschnittswerte (Extremwerte)
I	dunkelblau	9-11	$0,15 \pm 0,01$ (0,14 — 0,165)	$0,16 \pm 0,006$ (0,15 — 0,17)
II	türkisgrün	9-10	$0,17 \pm 0,013$ (0,15 — 0,19)	$0,17 \pm 0,005$ (0,157 — 0,175)
III	rotbraun	5-7	$0,15 \pm 0,011$ (0,135 — 0,172)	$0,21 \pm 0,007$ (0,198 — 0,223)
1	goldgelb	4-6	$0,15 \pm 0,024$ (0,115 — 0,19)	$0,208 \pm 0,016$ (0,19 — 0,22)
2	violett	4-7	$0,19 \pm 0,022$ (0,16 — 0,25)	$0,21 \pm 0,022$ $0,19 \pm 0,23$ (0,18 — 0,228)
Au, M	grün, rot	3-6	$0,16 \pm 0,012$ (0,14 — 0,18)	$0,21 \pm 0,015$ (0,18 — 0,24)

Beim Auffallen des Lichtes auf das Gitter müssen wir die folgenden Erscheinungen berücksichtigen:

- Das Raumgitter ist in Keratin eingebettet. Da der Brechungsindex von Horn  $n = 1,5$  ist, sind die Lichtwellen um diesen Faktor verkleinert.
- Die Gitterstäbe, die nur  $0,1 \mu$  dick sind, wirken als Beugungszentren. Dadurch entsteht Reflexion eines Teiles des einfallenden Lichtes, der Rest dringt in das Innere des Radius ein und kann von den folgenden Gitterebenen zurückgeworfen werden.
- Gleichgerichtete Strahlen, die von den ersten und folgenden Ebenen reflektiert werden, weisen je nach dem Gitterabstand eine unterschiedliche Weglänge und somit eine Phasendifferenz auf. Die Darstellung des Strahlenganges in Fig. 38 zeigt die Verzögerung des Strahls 2' gegenüber 1' um die Strecke  $PB + BQ = 2 PB = 2d \cdot \sin \alpha$ .

- d) Es tritt nur dann keine Störung der Lichtwellen auf, wenn diese Strecke eine Wellenlänge  $\lambda$  oder ein Vielfaches von  $\lambda$  ausmacht. Für Verstärkung durch Interferenz unter Einbeziehung des Brechungsindex gilt daher die von BRAGG (1913)

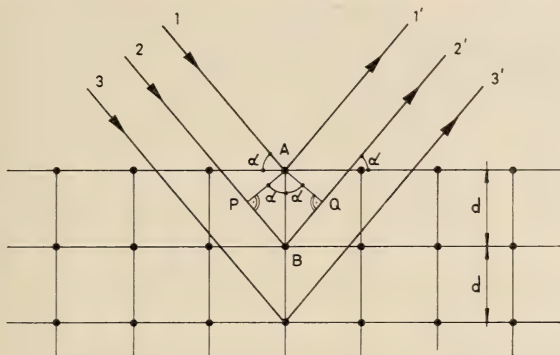


FIG. 38.

Interferenz am Raumgitter (Braggsche Reflexionsbedingung).

abgeleitete Beziehung:  $n \cdot 2d \sin \alpha = h \cdot \lambda$  ( $h = 1, 2, 3 \dots$ ).  
Fällt weisses Licht auf ein solches Gitter, so wird bei gegebenem Einfallswinkel nur eine Lichtfarbe (der nach der obigen Gleichung bestimmten Wellenlänge) reflektiert, wodurch die Erzeugung der Schillerfarben durch ein Raumgitter erklärt ist. In Tab. 3 sind die Werte für  $n = 1,5$  und  $\alpha = 90^\circ$  ( $\sin \alpha = 1$ ) in die Formel eingesetzt.

TABELLE 3.

Farbfeld	Farbe	$\lambda$ m $\mu$	$3d$ in m $\mu \pm \sigma$
I	dunkelblau	450 — 470	$480 \pm 18$
II	türkis	490 — 510	$510 \pm 15$
III	rotbraun	590 — 620	$630 \pm 21$
1	goldgelb	570 — 600	$624 \pm 40$
2	violett	380 — 440 !	$(630 \pm 66) \quad 570 — 690$
Au, M	grün-rot	500 — 630	$630 \pm 45$

Die Werte  $3d$  stimmen mit den Wellenlängen ( $\lambda$ ) der in Erscheinung tretenden Farben überein.

- e) Der Einfallswinkel  $\alpha$  für Interferenz am Gitter kann jedoch nicht beliebig variieren. Fig. 39 zeigt, dass die Lagerung der



Stäbe eine Beschränkung zwischen  $\alpha_{\min}$  und  $\alpha_{\max}$  zur Folge hat. Die möglichen Winkel für die Interferenz, sowie die daraus berechneten Lichtwellenlängen sind in Tab. 4 eingetragen.

TABELLE 4.

Augzone	3 d in m $\mu$	$\alpha_{\max}$	$\alpha_{\min}$	3 d sin $\alpha_{\max}$	3 d sin $\alpha_{\min}$
I	480	70°	60°	450 m $\mu$	415 m $\mu$
II	510	70°	50°	480	390
III	630	75°	60°	608	545
1	624	70°	60°	587	540
2	570 — 690	70°	60°	535 — 647	493 — 597
Au, M	630	75°	60°	608	545

Die Einschränkung der Interferenzbedingungen durch den Einfallswinkel bewirkt eine relative Konstanz der erzeugten Farbe.

f) Flach einfallendes Licht wird von den Gitterstäben abgelenkt und unterliegt der Interferenz wie Licht des minimal möglichen Winkels ( $\alpha_{\min}$ ) (Fig. 39).

g) Da alle Stäbe in der Längsrichtung des Radius orientiert sind (Tafel V, Abb. 10), wird das Licht durch die Beugung entlang den parallelen Kanten der Melaninstäbe gleichartig in das Innere des Gitters abgelenkt. Die Stellung der Radius-

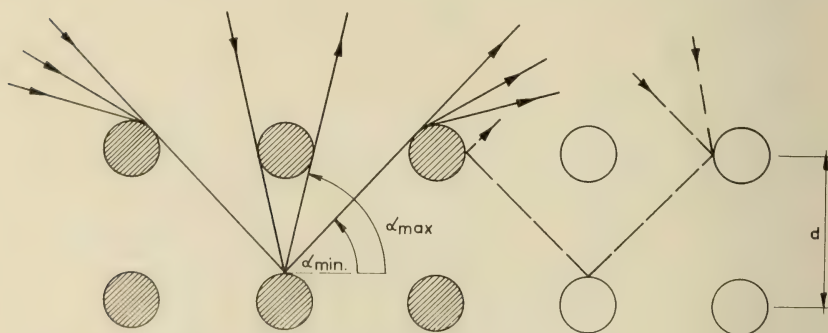


FIG. 39.

Schematische Darstellung des Strahlengangs bei Reflexion am Gitter der Melaninstäbe. Begrenzung der Interferenzerscheinungen durch  $\alpha_{\max}$  und  $\alpha_{\min}$ . Gestrichelt: Beispiel eines andern möglichen Strahlengangs, der jedoch unter derselben Bedingung der Interferenz unterliegt.

längsachse zum Licht (bei konstantem Einfallswinkel zur Oberfläche des Radius) spielt daher für die Farberzeugung keine Rolle; d. h. die Farbe wird nicht geändert.

Die „Braggsche Beziehung“ zeigt, dass es bei der sogenannten Raumreflexion am Ebenensystem nur auf die regelmässige Aufeinanderfolge dieser Ebenen ankommt, nicht auf die Lage der Punkte innerhalb der Ebene. Entscheidend für die Reinheit der Farbe ist die Konstanz der Gitterabstände und die Anzahl der Gitterebenen (Tafel VII, Abb. 15, Tab. 2). Die Intensität der Farbe hängt von der Dichte der reflektierten Strahlen ab. Je mehr Gitterelemente in den Ebenen angeordnet sind, desto mehr kohärente Strahlenbündel können zur Interferenz gelangen. Da viele Stäbe (6000 Reihen pro mm) einer Schicht das Licht zurückwerfen, kann auf eine grosse Zahl von Gitterebenen verzichtet werden. Im Physikbuch finden wir nach der Ableitung dieser Theorie noch folgenden Vermerk: „Unser Raumgitter ist im optischen Gebiet nur ein Gedankending, ein Beispiel, an dem wir das Schema der Gitterbeugung verallgemeinert haben. Bei seiner Herstellung lässt uns die Kunst des Mechanikers oder die des Webers im Stich“. Anwendung hat die Theorie nur in der Erforschung des Kristallgitterbaus mit Hilfe von Röntgenstrahlen gefunden. Damit wurde bei der Pfauenfeder der erste Nachweis eines Raumgitters im optischen Bereich erbracht. Der Federkeim ist in der Lage, die submikroskopische Struktur mit der nötigen Präzision herzustellen.

### 363. Erklärung der Farben des Augmusters.

Nachdem die physikalische Erzeugung der Farben aufgedeckt werden konnte, müssen wir uns wieder dem Erscheinungsbild der Augfeder widmen. Dabei soll der Gitterbau und die effektiv in Erscheinung tretende Farbe und ihre Variationsmöglichkeit diskutiert werden (Tafel VII, Abb. 15; Fig. 40, 46). Die Farbe der Aussenzone und des lockeren Mittelteils kann als Grundton der Pfauenaugfeder angesehen werden. Bei flacher Betrachtung erscheinen die Federn grün bis blaugrün, was der Interferenz unter  $\alpha$  min entspricht. Fällt das Licht steiler ein, so tritt eine Rotkomponente dazu. Da die Streuung der Gitterabstände recht gross ist ( $\pm 45 \text{ m}\mu$ ), bleibt auch ein Grünteil übrig. Dadurch entsteht eine eigenartige

Mischung zu Bronze, von Rot und Teilen von Grün. Es darf hier auch auf die Bedeutung der unterschiedlichen Wirkung dieser Grundfarbe der Oberschwanzdecken hingewiesen werden. Der grüne

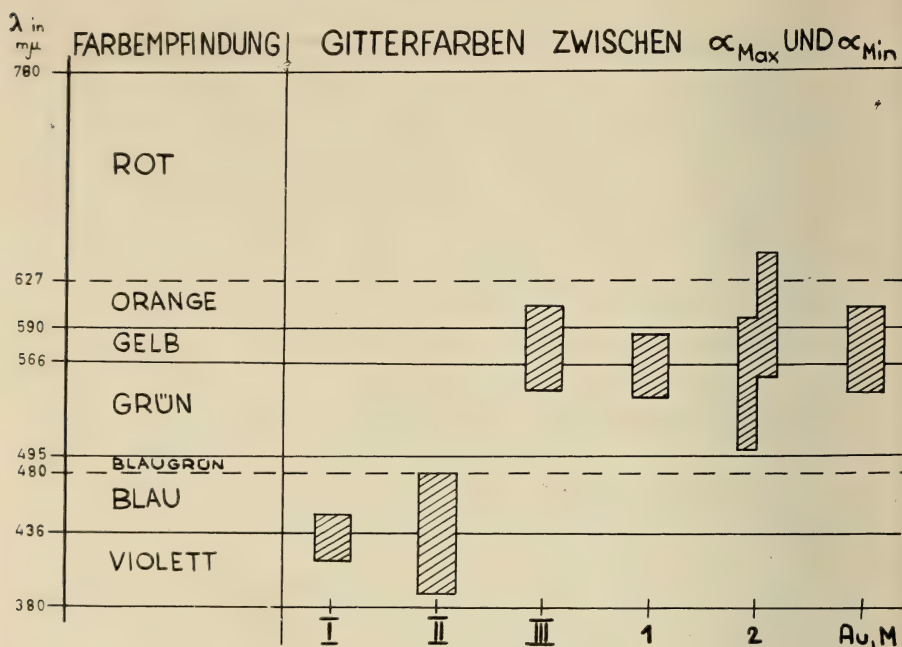


FIG. 40.

Graphische Darstellung der erzeugten Farben der Gitter.  
Maximal möglicher Schwankungsbereich je nach Einfallswinkel  
(beschränkt durch  $\alpha_{\max}$  und  $\alpha_{\min}$ ). Vergl. Tab. 4.

Farbton der Federn, bei flachem Einfallswinkel, hat sicher einen gewissen Tarneseffekt; er zeigt sich meist in der Normalstellung. Bei der Balz tritt in einigen Gebieten des Rades die Bronzetönung auf, wodurch besonders die räumliche Erscheinung des Gesamtbildes gesteigert wird. Von den Farben der Randstreifen haben wir die beiden markantesten, Violett und Gelb, herausgegriffen. Der violette Randstreifen 2 musste bei der Gegenüberstellung der Gitter ausgenommen werden. Das sehr enge Gitter, welches als Interferenzfarbe Violett erzeugen würde, ist nämlich nicht ausgebildet (Tab. 2; Tafel VII, Abb. 15; theoretischer Gitterabstand für Violett bei  $\alpha = 70^\circ$ , ergibt  $d = 0,149 \mu$ ). Die Ausmessung des Gitters zeigt Werte, welche von blauer bis roter Interferenzfarbe

variieren (Fig. 40). Die Veränderung der Farbe bei flachem Einfallswinkel ergibt einen Übergang von Gelbgrün zu einem Schwarzgrün. Daraus folgt, dass es sich um eine Mischfarbe handelt, wobei rotes, grünes und blaues Licht gleichzeitig reflektiert wird. Unser Auge setzt diese Töne zu der einheitlichen Mischfarbe Violett zusammen. Schon die Betrachtung im Mikroskop (Dunkelfeld) bestätigt die Zusammensetzung, indem die Lichtelemente zum Teil deutlich getrennt erscheinen. Wird ein flacher Einfallswinkel gewählt, so verschwindet die Rotkomponente, so dass blaugrüne Farbtöne in Erscheinung treten. Das Goldgelb des Randstreifens 1 ist im cranialen Bezirk der Rückenflur, dem sogenannten Goldschuppenfeld, die Hauptfarbe der Federn. Bei der Betrachtung des Gitters fällt auf, dass der grosse Abstand der Ebenen, der zur Erzeugung der goldgelben Farbe nötig ist, meist nur zwischen den ersten beiden Melaninschichten eingehalten wird (Tafel VI, Abb. 11; Tafel VII, Abb. 15). Die folgenden Gitterebenen erzeugen blaugrüne Töne. Damit lässt sich auch für diese Farbe die geringe Konstanz erklären. Bei flacher Betrachtung erscheint sofort grüne Färbung. Die Farben der Randstreifen 4 (grüngolden) und 3 (dunkelgrün) sind als Übergang von der Aussenzone zum instabilen Gitter des violetten Randstreifens zu betrachten. Zuerst wird das Gitter im Randstreifen 4 leicht verengt, dadurch tritt zum Grün eine starke Schwarzkomponente, was auf viele unreflektierte Strahlen zurückzuführen ist. Sicher ist auch die unregelmässige Lagerung der extrem verlängerten Radien zu berücksichtigen. Nur die Augfelder weisen eine erstaunliche Konstanz ihrer Farben auf. So bleibt auch die Gesamtwirkung des Augmusters bei verschiedenem Lichteinfall erhalten. Der braunen Farbe des Augfeldes III liegt ein gelbbrot erzeugendes Gitter zugrunde (Tafel IV, Abb. 8; Tafel VII, Abb. 15). Die Farbenlehre zeigt, dass zum reinen Gelbbrot eine Schwarzkomponente (nicht reflektiertes Licht) hinzukommen muss, um Braun zu erzeugen (Schwarzverhüllung). Die geringe Leuchtkraft des Augfeldes III bestätigt, dass grosse Teile des Lichtes ausgelöscht werden. Am distalen Rand des Feldes ist zudem durch Form und Stellung der Radien diese Schwarzkomponente verstärkt. Besonders die Augfeder des Ährenträgerpfaus (*Pavo muticus* L.) besitzt diesen dunklen Abschluss des Augfeldes III ausgeprägt (Tafel I, Abb. 1). Das Türkis des Augfeldes II ist die leuchtenste Farbe des Musters.



Durch eine hohe Anzahl (9-10) (Tafel VI, Abb. 9) regelmässig geordneter Gitterebenen werden besonders reine Farben erzeugt. Bei flacher Betrachtung können violette Töne gesehen werden, was der Reflexion unter  $\alpha$  min entspricht. Im Augfeld I sind die reinen blauen Töne, die bis ins Violett variieren können (Fig. 40), durch Samtstruktur der Radien überdeckt. Dabei muss hervorgehoben werden, dass schon das Gitter alle Farben ausser Blau auslöscht, wodurch nur die blauen Töne durch Form und Stellung der Radien nicht zurückgeworfen werden. Nur so können wir den ausserordentlichen Samteffekt, der zur Plastizität des Augmusters wesentlich beiträgt, verstehen.

#### 364. Diskussion der Erscheinung.

Das Muster der Pfauenaugfeder entsteht, wie wir zeigen konnten, in hohem Masse in den Radien, durch die Lagerung der Melaninkörner zu einem Gitter. Nicht verschiedene Farbstoffe, sondern die Ausnützung eines physikalischen Phänomens bewirkt die Farbeffekte des Musters. Soll die Farbe der Feder ändern, so muss der Abstand der Gitterebenen verkleinert oder vergrössert werden. Dies erfordert jedoch eine erstaunliche Präzision. Um eine reine Farbe über eine längere Strecke zu erhalten, muss die Distanz der Melaninkörner mit einer Genauigkeit eingehalten werden, welche besser ist als  $0,01 \mu$  (ein Wechsel von  $0,02 \mu$  ergibt schon eine andere Farbe). Durch die regelmässige Beherrschung des Gitterabstandes wird es möglich, nicht nur Farben in irgendwelchem zufälligen Wechsel zu erzeugen, sondern reine Töne zu einem wirkungsvollen Gesamtmuster eines Augbildes zu kombinieren. Das Einmalige an der Pfauenaugfeder ist, dass es gelingt, auf derselben Federfahne ein schillerndes Ocellenmuster aufzubauen.

Sowohl Kolibris wie Nektarvögel nützen das Dünnblattphänomen aus. Dabei ist die Form des Melaninkorns beim Kolibri allein (als luftgefülltes Plättchen mit Melaninmantel) für die Erzeugung einer Farbe massgebend, bei den Nektarvögeln wirkt der Abstand der Schichten als wesentliche Komponente mit. Die Melaninkörner werden im Kragen in steter Sukzession gebildet und können in ihrem Bau während des Federwachstums nicht wesentlich geändert werden. Somit bleibt die Farbe innerhalb einer Feder relativ konstant. Beim Pfau jedoch ist der Abstand der Melanin-

körner allein für die Farbe verantwortlich, die Gestalt der Melaninstäbe spielt nur als geeignetste Möglichkeit der Einlagerung zum Gitter eine nicht unwichtige Rolle. Bei der Pfauenaugfeder wird während der Verhornung, welche, wie wir schon andeuten konnten, unter verschiedenen Wachstumsbedingungen abläuft, der Abstand der Gitterebene verändert, wodurch die Farbe innerhalb der Federfahne wechselt. Daraus lässt sich schliessen, dass das Gitter die einzig bekannte Möglichkeit darstellt, um ein Muster auf derselben Feder zu erzeugen. Bei allen andern bekannten Federn mit Schiller (Enten, Kolibris, Nektarvögel, etc.) können keine mehrfarbige Muster auf einer Federfahne gebildet werden.

Noch ein zweiter Aspekt des farberzeugenden Gitters der Pfauenaugfeder wirkt entscheidend: die relative Konstanz der Farbe bei verschiedener Stellung zum einfallenden Licht. Bei der Ausnützung des Dünnschichtphänomens ändert sich die Farbe oft bis zum völligen Erlöschen bei Verkleinerung des Einfallswinkels. So erscheint der Vogel je nach Stellung zum Licht in ganz verschiedenen Farben. Am schönsten ist das sogenannte Irisieren beim Glanzfasan (*Lophophorus*) ausgebildet. Bei der Augfeder des Pfaus würde sich eine starke Variation der Farben je nach Einfallswinkel des Lichtes für den Gesamteffekt des Musters äusserst schädigend auswirken. Während des Radschlagens wäre bei der kreisförmigen Ausbreitung der Federn sicher stets ein Teil der Augmuster der Auslöschung unterworfen. So ist die relative Konstanz der Farben bei der Bildung eines Musters von grösster Wichtigkeit. Hier wirkt sich nun die Lagerung der Stäbe im Raumgitter vorteilhaft aus, indem nur ein enger Bereich des Lichteinfalls zur Erzeugung der Interferenz möglich ist. Daher kann die Farbe sich nur in beschränkter Abhängigkeit vom einfallenden Licht verändern. Licht, welches flach auftrifft, wird durch Beugung an den Teilchen nach den Bedingungen von  $\alpha$  min zur Interferenz gelangen. Daraus folgt, dass die Ausnützung des Raumgitters die einzige bekannte Möglichkeit zur Erzeugung eines konstanten Musters innerhalb derselben Federfahne darstellt.

Wenden wir uns nun dem Aufbau dieses Augmusters zu, so stossen wir auf Fragen der Wirkung auf ein anschauendes Auge. Keine zufällige Anordnung der Farbtöne trägt zum Schmuck des Vogels bei, sondern ein Effekt, ein Gesamtbild wird erreicht, wobei das Muster in einem grösseren Zusammenhang als „visuelle Struk-

tur“ (SÜFFERT) funktionell eingeordnet wird. In einer kupferroten bis grünen Fläche, welche durch ihre Auflockerung transparent erscheint, sind Augenmuster eingebettet. Durch die gelben, dunkelgrünen und violetten Randstreifen wird das Innere, der Augfleck, optisch stark abgehoben, ja er tritt scheinbar aus der Federebene heraus. Das braune Augfeld III mit seinem dunkleren oberen Rand fällt in der Raumwirkung eher wieder zurück. Wie aus einer Schale springt danach das innere Muster hervor, wobei durch die Samtstruktur eine Schattierungswirkung erreicht wird, welche den Augfleck I noch stark räumlich betont. So ist nicht erstaunlich, dass der räumliche Effekt solcher Ocellenmuster Forscher zur Interpretation als „optisch wirksames Körnerbild“ angeregt hat (ZUR STRASSEN, 1935). Die Verhaltensforschung wird vielleicht noch weitere Möglichkeiten der funktionellen Einordnung dieses Erscheinungsbildes aufzeigen. Eine andere Wirkung des Musters auf den Betrachter liegt im Vergleich mit dem Augbild, welches zur Namengebung Anlass gab.

Es ist reizvoll, abseits der rein biologischen Diskussion, das Erscheinungsmuster dem technischen Menschen als Imitator gegenüberzustellen, der hier kapitulieren muss. Halten wir uns vor Augen, welcher Materialaufwand zur Erzeugung der prächtigen Schmuckfeder erforderlich ist. Eine Feder von 50 cm Länge mit optimalem Muster aus dem Bezirk O wiegt 0,54 gr. Der geringe Materialverbrauch summiert sich zwar, denn für die 240 Aug- und Halbmondfedern beträgt des Gesamtgewicht 240 gr. Diese Menge muss der Vogel produzieren und als Last mit sich herumtragen, um der Forderung der Erscheinung zu genügen. Das Material ist jedoch mit einer Präzision zu einer Struktur verarbeitet, welche mit lichtoptischen Mitteln nicht einmal festgestellt werden kann.

### *365. Bildung der Schillerstruktur im Keim.*

Die Bildung der Gitterstruktur während der Keimentwicklung ist noch nicht elektronenmikroskopisch untersucht und somit nicht völlig erfasst. Die lichtoptische Auswertung der Schnittserien durch den Keim, wobei das Melaningitter nicht gesehen werden kann, wird aber durch den Vergleich mit Radien mit nur teilweiser oder gar keiner Schillerstruktur ergänzt. Für die Analyse können zwei grundlegende Prozesse unterschieden werden:



- A. Einlagerung der Melaninkörner in die Radien: Menge und Grösse der Melaningranula bilden nur die Grundlage für den Aufbau der Gitterstruktur.
- B. Verhornung der Radien: Während dieses Prozesses werden die Melaninkörner zum Gitter der Aussenzone geordnet und dadurch die farberzeugende Struktur aufgebaut.

A. *Einlagerung der Melaninkörner.* Ihre Wirkung auf die Form der Radien haben wir schon diskutiert, nun muss Anzahl und Grösse der Melaninstäbe beschrieben werden. Verfolgen wir den Verlauf der Farbeinlagerung im Keim, so zeigt sich, dass die P-Isomorphe analog der Differenzierungs-Isomorphe verläuft, nur um ein geringes höher (Fig. 13). Vor dem Schaftbeginn liegt die Kurve gleicher Farbstoffeinlagerung beinahe horizontal über dem Kragen und biegt nur im ventralen Bereich entsprechend dem ventralen Dreieck aus. Nach dem Schaftbeginn wird ebenfalls im dorsalen Gebiet die Melanineinlagerung verzögert. Damit besteht ein Gefälle von lateral nach dorsal und ventral, welches vor der Schaftentwicklung noch nicht auftritt. Es folgt die Ausgestaltungszone (AZ), die sich bis zu 19 mm über dem Kragen erstreckt (Fig. 13). Entsprechend ihrer Grösse wird eine unterschiedliche Menge von Melaninkörner in die Radien eingelagert. Um Vergleichswerte zu erhalten, wurde in den elektronenmikroskopischen Querschnittsbildern die Anzahl der Melaninkörner pro  $1\ \mu$  Breite der Gitterzone der Radien ausgezählt. Zudem ist in Tab. 5 die Anzahl der Schichten und die Menge der Melaninkörner pro  $1\ \mu^2$  im Innenraum angegeben.

Die Tabelle 5 zeigt deutlich, dass die Anzahl der Melaninkörner, welche zum Aufbau von  $1\ \mu$  Breite der Aussenschicht nötig sind, von der grünen Aussenzone bis zum Zentrum des Auges auf das Dreifache ansteigt (vergl. Tafel VII, Abb. 15). Die Dichte der Körner im Innenraum werden wir als Indiz benötigen, um zu vergleichen, wie viele Körner im Gitter nicht eingereiht werden, also bei der Verhornung zerstreut liegen bleiben. Hier fällt das Maximum im Augfeld III und I auf. Im Zentrum des Auges kann der Schiller fehlen, wobei sofort die Zahl der Körner im Innenraum auf 30 (Zahl in Klammer) ansteigt (vergl. Tafel VI, Abb. 14). Der Querschnitt der Melaninkörner nimmt gegen das Zentrum des



Auges stets ab (Tafel VII, Abb. 15). Es besteht daher kein direkter Zusammenhang mit dem Gitter, welches bei der Verhornung erzeugt wird, und der Melaninkorngrösse. Die stete Grössenabnahme des Durchmessers und die Zunahme der Anzahl der

TABELLE 5.

Farbzone	Anzahl der Schichten	Anzahl der Melaninkörner		Durchmesser der Melaninkörner in $\mu$
		pro 1 $\mu$ Aussenschicht	pro 1 $\mu^2$ Innenzone	
Au	3-(6)	25	2	0,13 $\mu$ (0,11-0,135)
2	4-7	33	2	0,125 (0,11-0,13)
1	4-6	35	3	0,12 (0,10-0,13)
III	5-7	45	12	0,11 (0,10-0,12)
II	9-10	65	6	0,11 (0,10-0,12)
I	9-11	80	12-(30)	0,10 (0,10-0,11)

Melaninkörner deuten jedoch auf eine Intensivierung der Melaninbildung bis zum Augzentrum hin. Suchen wir nach Erklärungen der verschiedenen Melanineinlagerung, so müssen wir zwei Möglichkeiten diskutieren. Die Melanophoren stellen ein weitgehend autonomes Reaktionssystem dar, welches seine Aktivität auch in Abhängigkeit von Hormonen verändern kann. So entsteht durch rhythmische Melanineinlagerung das weiss-braune Flammennmuster des Juvenilgefieders oder durch Einwirkung von weiblichen Hormonen das Gefieder der Henne (Pfau ist hahnenfiederig, PADOA, 1948). Eine geringe Dosis von Oestrogen reduziert auch beim Hahn die Melanineinlagerung, so dass ein nicht schillernder Braunstreifen gebildet wird. Als zweiter Faktor kann indirekt die axiale Wachstumsgeschwindigkeit des Keims die Dauer der Melanineinlagerung und somit die Anzahl der Körner vergrössern. Da

das Flammenmuster bei Übergangsstadien vom letzten Juvenilgefieder zum Prachtkleid unabhängig vom Augmuster dieses überlagern kann, scheint es wahrscheinlich, dass besonders der zweite Faktor zu berücksichtigen ist. Damit würde die Zunahme der Melaninkörner bis ins Augzentrum dem schon wiederholt postulierten Aufstau des axialen Wachstums entsprechen (Fig. 46). Zudem besteht die Möglichkeit, dass die Aktivität der Melanophoren auf andere Weise beeinflusst werden kann.

Es darf hier nochmals auf die Verschiedenheit der Gestalt der Melaninkörner im Juvenilgefieder hingewiesen werden (vergl. Tafel VI, Abb. 12, 13), welche grobgranulär und nicht geradlinig gestreckt gebaut sind. Die Form der Melaninkörner wird verändert und zwar in deutlicher Zuordnung auf ihre Einlagerung zum Gitter. Vergessen wir jedoch nicht, dass die Pigmentierung nur eine Grundlage ist — die Farbstruktur entsteht erst bei der Bildung der Gitterabstände im Verhornungsprozess.

*B. Verhornung der Radien.* Die Zellen der Radiogensäulen sind distal von der Ausgestaltungszone prall mit Melaninkörner angefüllt (Fig. 23, 43). Nur Zellkern und Zellwand bleiben frei. Die farberzeugende Struktur sowie die typische Form der Radien sind noch nicht ausgebildet. Diese entscheidenden Prozesse spielen sich in der Verhornungszone ab. Die Verhornung ist ein komplizierter zytochemischer Vorgang, wobei die lebende Zelle in ein starres, widerstandsfestes Keratingebilde übergeht. Zellkern und Plasma verschwinden mehr oder weniger vollständig. Im Zelleib entstehen langgezogene Tonofibrillen, zwischen denen kleine Lufträume und die Melaninkörner eingelagert sind. Diese Tonofibrillen durchziehen ineinander verkeilt die Zellen der Radien. Die Zellwände erscheinen nach Kontrastierung der Schnitte als dreifache Linie mit kompliziertem, ineinander verzahnten Verlauf. SCHMIDT und RUSKA (1963) haben die Zellgrenzen bei den Rindenzellen der Äste klar zeigen können. Nach diesen Resultaten war es auch möglich, die entsprechende Linie in den Zellgrenzen der Radien beim Pfau zu deuten (Tafel II, Abb. 4). Während der Verhornung wird die Zelle stark abgeplattet. Raum und Druck der Nachbarzellen spielen eine wichtige Rolle im Zusammenhang mit der Verhornungsgeschwindigkeit, welche durch das axiale Wachstum des Keims entscheidend mitbestimmt wird. Während der Ver-

hornung verschwindet die diffuse Lagerung der Melaninkörner; es bildet sich die dunkle Aussenzone, klar getrennt vom melanin-armen Innenraum. In dieser Aussenzone wird das Gitter aufgebaut und damit die Struktur, welche eine bestimmte Farbe erzeugt. Es können folgende Punkte festgehalten werden:

- Bei der Abplattung der Zellen und der Bildung der längsorientierten Tonofibrillen erfolgt die Ausrichtung der Melaninstäbe in der Längsachse.
- Die Einlagerung zu Schichten beginnt aussen und schreitet gegen das Zentrum des Radius vor (Tafel VI, Abb. 14).
- Die Verhornungsgeschwindigkeit bestimmt die Bildung des Gitters. Bei langsamem axialen Wachstum entsteht ein dichtes Gitter mit vielen Schichten. Während der Beschleunigung kann die Einlagerung vieler Melaninkörner in die Aussenzone verhindert werden, ja sogar vollständig fehlen, so dass eine diffuse Lagerung der Stäbe bleibt (Tafel VI, Abb. 14).
- Radien des weissen Pfaus und des Juvenilgefieders zeigen, dass kein Gerüst im Radius als Grundlage für das Gitter der Melaninkörner vorhanden ist.
- Im Juvenilgefieder weisen die Melaninstäbe einen grobgranulären Bau auf, mit einer Dicke von  $0,13 \mu$ , und sind nicht geradlinig gestreckt. Daher ist auch die Orientierung in der Längsachse nicht durchwegs anzutreffen (Tafel VI, Abb. 12, 13).

Bisher fehlen noch Bilder der Melaninstäbe vor der Verhornung. Es ist wohl möglich, dass die Stäbe durch diesen Prozess ebenfalls eine Formveränderung erfahren. (Bei *Kolibris* und *Lophophorus* (SCHMIDT, RUSKA, 1962) liegt im Innern der Melaninkörner eine Luftfüllung, welche eventuell erst durch die Verhornung entstehen könnte).

Ein Vergleich der Endform der Radienzellen der verschiedenen Bezirke bringt weiteren Aufschluss. Dabei sind Differenzierung, Melanineinlagerung und Verhornung als Ursachen der Zellform zu betrachten. Für die Gegenüberstellung in Tabelle 6 haben wir Zellen aus der Mitte der Basallamelle gewählt. Zelllänge, Zellbreite und Dicke wurden gemessen und als Vergleichswerte Zellfläche und Zellvolumen berechnet.

TABELLE 6.

Bezirk	Zelllänge	Zellbreite	Zelldicke	Zellfläche	Zellvolumen
Au	48 $\mu$	29 $\mu$	5,75 $\mu$	1380 $\mu^2$	7900 $\mu^3$
3	38	25	6	954	2340
2	44	29	6	1230	7350
1	32,5 min	30 max	6	1000	6000
III	43	23	9	1000	8940
II	50	21	6,7	1050	7000
I	58 max	20 min	5,75	1100	6300

Während die Zellfläche recht konstant bleibt, ergibt sich ein Maximum der Dicke im Augfeld III, welche gegen das Augzentrum wieder absinkt. Wenn die Zelllänge kleiner wird, zeigt sich eine Vergrößerung der Breite, z. B. Randstreifen 1 und umgekehrt (Augfeld I). Suchen wir nach einer Erklärung. Die Melanineinlagerung bestimmt wesentlich die Zellbreite (Fig. 43). Eine klein angelegte Zelle (Randstreifen 1) wird daher stärker verbreitert als die grösseren und umgekehrt (z. B. Augbezirk I). Die Zelldicke wird durch die Verhornung festgelegt, wobei die Dichte der Lagerung in der Radiogensäule eine wesentliche Rolle spielt (vergl. Fig. 23). Die Verhornungszone ist für die Entstehung des Augmusters entscheidend. Wir müssen daher im Keim das Niveau über dem Kragen suchen, wo dieser Prozess einsetzt. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Zone durchlaufen wird, ist durch die im Kragen herrschenden Wachstumsprozesse bestimmt. Wir unterscheiden drei Gradienten im Ablauf der Verhornung:

- a) Ablauf der Verhornung zu verschiedenen Zeiten der Federbildung.
- b) Verlauf der Verhornung innerhalb einer Leiste.
- c) Verlauf der Verhornungs-Isomorphe (K-Isomorphe) im Keim.



a) Vergleichen wir die Verschiedenheit der Prozesse mit dem beschriebenen farbigen Endbild, so lassen sich Schlüsse ziehen, die wiederum in Beziehung zu den Wachstumsvorgängen im Keim gebracht werden können. Um die

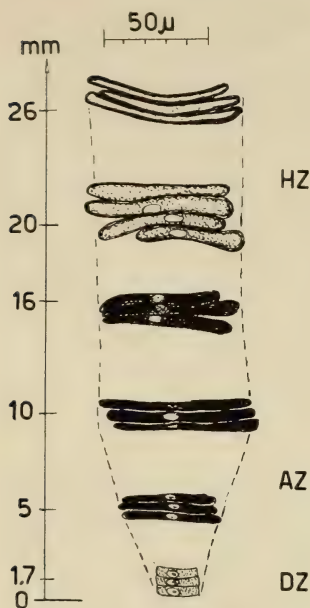


FIG. 43.

Vergleich der Radienzellen bei Differenzierung (DZ), Melanineinlagerung (AZ; starke Verbreiterung) und Verhornung (HZ; Abplattung). Ordinate: Höhe in mm über dem Keimbeginn.

gebracht werden können. Um die K-Isomorphe besser festzustellen, wurde eine spezielle Färbung gefunden, die schon verhornte Teile rot anfärbt. Die Vierfarbenfärbung nach MILLOT (Haemalaun, Säure-Fuchsin, Metanilgelb, Lichtgrün) ermöglicht es, den fließenden Übergang zu erfassen. Vor der Augbildung erstreckt sich die Verhornung der Radien bei lateralen Leisten von 19-(21)-28 mm über dem Kragen, zur Zeit der Augbildung von 18,5-(26,5)-35 mm und während der Bildung des Mittelteils von 16,5-(20)-25 mm (Fig. 41). Die erste Zahl bedeutet den Beginn der Verhornung der peripheren Radien der Leiste, die Zahl in Klammer die Verhornung der zentral gelegenen Radienzellen, und die dritte Ziffer den Abschluss der Verhornung der gesamten Leiste (mit Ast) (Fig. 13). Fig. 41 zeigt, dass während der Augbildung (B) die Verhornung wesentlich verlängert ist. Bei der Entstehung des Mittelteils (C) reduziert sich

der Weg der Verhornung von 16,5 mm auf 8 mm, also auf die Hälfte. Wiederum lässt sich die Verlangsamung des Keratinisierungsprozesses während der Augbildung durch einen Aufstau des axialen Wachstums des Keims erklären. Bei einer Beschleunigung (Mittelteil) setzt die Verhornung früher ein und ist rascher beendet. Aus den Zahlen des Verhornungsablaufs lässt sich ablesen, dass auch innerhalb einer Leiste das Gefälle zwischen peripheren und zentralen Radienzellen verzögert wird. Vor der Augbildung beträgt der Unterschied 3 mm, während des Aufstaus 8 mm und nach der Beschleunigung des Wachstums noch 3,5 mm. Damit ist ein weiteres

Indiz gefunden, welches die Verlangsamung und Beschleunigung des Verhornungsprozesses zu verschiedenen Zeiten der Federbildung zeigt. Zwischen dorsaler (HR) und ventraler (BR) Radiogenplatte besteht ebenfalls ein Gefälle, indem die dorsale Seite früher verhornt (Fig. 42, 23). Wenden wir nun diese Gesetzmässigkeiten auf die

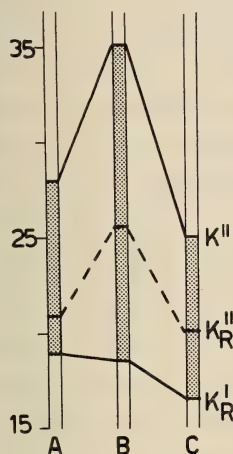


FIG. 41.

Ausdehnung der Verhornung zu verschiedenen Zeitpunkten der Keimbildung (Serie A, B, C) (K-Isomorphe). Vergl. Fig. 13. Ordinate: Distanz in mm über dem Keimbeginn.

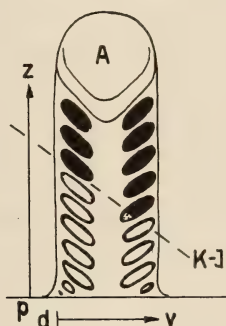


FIG. 42.

Schematische Darstellung des Verlaufs der Verhornung innerhalb einer Leiste (Verhornungsgefälle: d-v, p-z). K-I = Verhornungs-Isomorphe.

Gitterbildung an, so lässt sich die Verlangsamung der Verhornung mit der Verengung der Gitterabstände in Übereinklang bringen. Es bleibt noch die Frage der Randstreifen und des weitmaschigen Gitters des Augfeldes III zu klären. Hierzu müssen wir auch die Faktoren beachten, welche sich räumlich getrennt in verschiedenen Niveaus über dem Keim abspielen. Vorerst soll noch auf die unterschiedliche Grösse der Zellen in den Leisten hingewiesen werden (Fig. 23). Der Abstand zwischen den Radienzellen im Augfeld III deutet darauf hin, dass der Gewebedruck bei der Verhornung auf die Gitterabstände einen Einfluss ausüben könnte (lockerer Zellverband — grosser Gitterabstand). Damit sind weitere Komponenten postuliert, die den Vorgang der Gitterbildung beeinflussen.

Es ist dadurch möglich, zu verstehen, wieso sich das Braun an der Spitze und Basis der Radien, wo die Zellen stets dicht gelagert und kleiner sind, nicht ausbilden kann. Zudem wirkt sich auch der Beginn der Melanineinlagerung in den peripheren Zellen aus, was die oft abweichende Färbung der Spitzen der Radien erklärt.

b) Die Verzögerung der Verhornung der zentralen Zellen gegenüber dem peripheren und mittleren Bereich der Radiogensäule (Fig. 42) ist der Grund, dass die Basiszellen sich anders färben können.

c) Doch mit den bisherigen Fakten lässt sich noch keineswegs zeigen, dass sich die Farbzonen nicht bänderartig über die ganze Fahne ausbreiten, sondern von ovaler Gestalt sind. Hierzu müssen wir den Verlauf der K-Isomorphe im Keim von dorsal bis ventral betrachten. Bei der Bildung der Aussenzone, also dem Federbeginn, verlaufen die K-Isomorphen praktisch horizontal, d. h. es besteht kein Gefälle zwischen ventraler und dorsaler Keimzone (Fig. 13 A).

Während des Aufstaus des Wachstums in der Augbildung ergibt sich das Maximum der Differenz, und zwar tritt ein extremer Sprung im lateralen Bezirk auf (Fig. 13 B), der die ventrale Hälfte mit frühem Verhornungsbeginn und verfrühtem Abschluss vom dorsalen Gebiet trennt, wo die Keratinisierung verspätet einsetzt, dafür viel länger anhält. Daraus ergeben sich wesentliche Folgerungen. Der zeitliche Ablauf des Verhornungsprozesses ist verschoben, d. h. eine Veränderung des Wachstumsgeschehens wirkt sich dorsal zuerst aus, da in der Verhornungszone später keratinisiert wird. Somit ist der Beginn der Farbfelder im dorsalen Gebiet entlang der Verhornungskurve klargestellt (Fig. 13, Augfeld III punktiert). Verlangsamt sich das axiale Wachstum, so verlangsamt sich auch die Verhornung, jedoch nicht über dem ganzen Keim gleichzeitig, sondern im ventralen Bereich entsprechend der K-Isomorphe verzögert. Der Abfall der K-Isomorphe im lateralen Bezirk bedingt so direkt die Form der Farbfelder. In das ventrale Gebiet des Kragens können sich als weitere Folge die Farben der Augfelder nicht ausbreiten. Damit haben wir den Schlüssel zur eiförmigen Gestalt der Augfelder gefunden (Fig. 13 B). Es lässt sich daraus erkennen, weshalb die Farbkonturen ohne Anlehnung an die Federelemente über Äste und Radien hinweg verlaufen. Wir müssen hier nochmals hervorheben, dass sich der Verhornungsprozess 20—40 mm über dem Kragen abspielt. Wenn der Keim



auf der O-Isochrone am langsamsten wächst, so wird die Verhornung auf einem entsprechend höheren Niveau von diesem Aufstau betroffen.

Wodurch der Verlauf der K-Isomorphe bestimmt wird, zeigt sich am besten, wenn wir den Bildungsort der Mittelzone (Fig. 13 C) als Vergleich heranziehen. Die Kurve, die den Verhornungsabschluss angibt, verläuft im Prinzip gleich, nur gestreckt und somit ausgeglichen. Die Verhornung weist jedoch den frühesten Beginn im dorsalen Bereich auf, also den umgekehrten Verlauf, wie bei der Bildung der Augfelder (Fig. 13 C, Kr'). Wiederum können wir festhalten, dass die Wachstumsprozesse der erzeugenden Zone den Ablauf der höher gelegenen Vorgänge mitbestimmen. Interpolieren wir zwischen den beschriebenen Stadien, so gehen durch beschleunigtes axiales Wachstum des Keims die K-Isomorphen ineinander über. Bei der Wachstumsbeschleunigung nach dem Schaftbeginn biegt die K-Isomorphe im dorsalen Gebiet nach unten aus; die Farbfelder, als Folge der dadurch wesentlich verlängerten Verhornung, schliessen oval gegen den Schaft ab (Fig. 13 C, Kr'). Der Verlauf des Augfeldes I mit dem Einschnitt kann durch das nun auftretende dorsale Dreieck gedeutet werden. Die Melanin-einlagerung sowie die Leistendifferenzierung wird entlang der P-Isomorphe im dorsalen Bereich verzögert. Somit ist die Schaftanlage für das Einbiegen des Augfeldes I zur Nierenform verantwortlich (Fig. 13 B). Bei Übergangsfedern von Bezirk A zu D ist es möglich, dass die Augfelder I und II durch diese Wirkung getrennt werden und auf jeder Fahnenhälfte als runde Flecken liegen (Stellung: IX/7). Als letzten Vorgang müssen wir den Verlauf der K-Isomorphe bei nicht in der Sagittalebene des Körpers liegenden Federn betrachten. Die nach zentral gerichtete Seite des Keims verhält sich, wie wir am extremen Beispiel der Lateralfeder gezeigt haben, eher wie das Wachstum der Mittelzone, d. h. sie unterliegt den Einflüssen der Ausbildung nicht so stark. Auch die K-Isomorphen erfahren nach der Schaftbildung eine raschere Reduktion, so dass die zentral gerichteten Augfelder früher aufhören als die lateralen. Somit wird das Augfeld I auf der zentralen Innenfahne kleiner, Augfeld II und III setzen früher am Schaft an, wodurch die Musterkontur dort einen Sprung aufweist. Die Verarmung der Muster tritt beim Übergang zu den Lateralfedern zuerst auf den zentralen Fahnenhälfen ein.



Es ist gelungen, einen Zusammenhang zwischen der Verhornung und Gitterbildung einerseits und dem Verlauf der Verhornungs-Isomorphen und dem Muster andererseits aufzuzeigen. Die verschiedene Ausbildung der K-Isomorphen wurde in Beziehung zur Wachstumsgeschwindigkeit des Keims gebracht. Damit erscheint das farbige Muster in einer direkten Abhängigkeit vom Federwachstum.

#### 4. LÄNGENWACHSTUM DER FEDER WÄHREND DER REGENERATION

Morphologische Analyse sowie Vergleich der Bildungsorte im Keim haben deutlich gezeigt, dass zwei Faktoren bei der Entstehung der Augfedern entscheidend sind: die Differenzierung und das Längenwachstum. Durch Messungen der sich regenerierenden Federn nach der Mauser lässt sich der axiale Wachstumsfaktor erfassen, wodurch ebenfalls der Anteil der Differenzierung abgesteckt werden kann.

*Methode.* Leider ist es während der natürlichen Regeneration schwierig, sich innerhalb der 240 Blutkiele der Rückenflur zu orientieren. Die Markierung und genaue Messung ist auch bei einem zahmen Pfauhahn erst von einer gewissen Länge der Feder an möglich. Um das Wachstum während der Bildung der Spitze zu erfassen, wurden einzelne Blutkiele gerupft, nachdem ich mich vergewissert hatte, dass die Rupfung innerhalb einer beschränkten Zeitspanne nach der natürlichen Mauser auf die Ausbildung des Augmusters keinen Einfluss hat und nur geringfügig die Länge der Feder durch verfrühten Wachstumsabschluss verkürzt. Bei den Messungen musste der Teil des Kiels, der im Follikel versenkt ist, vernachlässigt werden. Alle Werte sind von Haut bis Augfeldrand (vergl. SAGER) gemessen.

#### 41. Zeitlicher Ablauf der Mauser und der Regeneration

Jedes Jahr, mit einer zum Teil witterungsbedingten und individuellen Verschiebung von ca. zwei Wochen, beginnt die Mauser der Oberschwanzdecken anfangs Juli (5.-18.7.), erreicht kurz danach den Höhepunkt (20.-25. Juli) und klingt bis in den August hinein ab, wo die letzten cranial gelegenen Augfedern ausfallen. Bis zur nächsten Balzzeit im Frühjahr und Frühsommer hat der Orga-

nismus Zeit, seinen Schmuck in neuer Pracht zu regenerieren. Der grossen Zeitspanne von einem guten halben Jahr steht die Forderung nach einer bis zu 150 cm langen Feder gegenüber. In Tab. 7 ist der Zeitpunkt der natürlichen Mauser und das Ende der Ausbildung angegeben, so dass wir die Dauer der Regeneration in Tagen errechnen können. Die Werte sind mit einem grossen  $\pm$  zu versehen, da sowohl der Zeitpunkt der Mauser variiert wie auch das Datum des Abschlusses der sich langsam abflachenden Kurve schwierig festzulegen ist (Fig. 44). Wir erkennen eine sehr lange Dauer von 120—280 Tagen für die Federn von 25—145 cm Länge. Der Organismus benötigt also den gegebenen Zeitraum, um die langen Schmuckfedern aufzubauen. Der Vergleich der Werte (Tab. 7, Fig. 44) ergibt deutlich einen Zusammenhang zwischen Bildungsdauer und Federlänge, wobei kurze Federn früher beendet sind als lange.

TABELLE 7.

Bezirk	Länge in cm	Mauser 1961/62	Abschluss des Wachstums	Dauer der Regene- ration in Tagen	Wachs- tumsrate im Mittelteil in mm/Tg
D	145	22.7. ( $\pm 2$ Tg)	5.5.	280	6,5
	133		17.3.	240	7,0
	130		5.4.	256	6,7
	127		15.4.	266	6,75
	117		30.3.	250	6,75
	116		30.3.	250	6,8
A	106,5	20.7. ( $\pm 2$ Tg)	10.3.	230	7,5
	106		10.3.	230	8,0
	98		25.3.	240	6,4
	92		2.3.	220	7,0
	89		16.2.	210	6,7
	73		16.2.	210	5,0
O	80	19.-23.7.	16.3.	240	6,0
	75	23.7.	10.2.	200	6,7
	72	23.7.	5.-10.2.	200	6,25
	63	23.7.	25.1.	180	6,1
	43,5	1.-4.8.	30.12-6.1.	155	—
	36	1.-16.8.	6.1.	150	—
	25,5,	16.8.	15.12.	120	6,0
C	63	21.7.	18.1.	170	5,5
	63	21.7.	25.1.	180	5,0

## 42. Verlauf der Wachstumskurve (Fig. 44)

Betrachten wir zunächst den Mittelteil der Kurven, so zeigt sich hier über eine grosse Zeitspanne ein konstantes Wachstum. Damit lässt sich für die einzelnen Federn die sogenannte Wachstumsrate (LILLIE, JUHN), der tägliche Zuwachs in mm angeben (Tab. 7). Die Werte liegen zwischen 5,0 und 8,0, wobei das Maximum nicht etwa bei den Halbmondfedern auftritt, sondern im Bereich der längsten Aufgedern des Bezirks A. Innerhalb der Rückenflur steigt die Wachstumsrate mit der Länge der Feder. Vergleichen wir mit schnellwachsenden Federn (Handschwingen) anderer Vögel, so bestätigt sich unsere generelle Feststellung, indem kurze Federn langsamer wachsen als lange.

TABELLE 8.

Handschwinge (2.)	Länge in cm	Wachstumsrate mm pro Tag
Elster . . . . .	13,2	1,3
Jagdfasan . . . . .	12,4	2,2
Uhu . . . . .	22,5	4,0
Höckerschwan . . . . .	26,4	4,5
Storch . . . . .	33,5	5,3
Fischreiher . . . . .	28,6	7,4
Pelikan (4.) . . . . .	48	8,0

(Die Zahlen wurden bereits in früheren Jahren durch Messungen während der Aufzucht in der Zoologischen Anstalt gewonnen und von Prof. PORTMANN zur Verfügung gestellt.)

Neben der Vergrößerung der Wachstumsrate durch die Länge der Feder scheint noch ein zweiter Faktor, die Forderung nach der Erlangung der Flugfähigkeit, mitzuspielen (Fischreiher, Pelikan).

Beim Pfau wird die extreme Wachstumsrate in den Dienst der Erscheinung eingesetzt; die Feder muss bis zur nächsten Balz eine respektable Länge erreichen. Täglich wachsen über 200 Federn des Oberschwanzdeckenbereichs mit einer Wachstumsrate von 5-8 mm pro Tag, was zeigt, wieviel Materialaufwand für die Erscheinung getrieben wird.

Gegen lateral im Bezirk C (Fig. 44) verändert sich das Bild der Wachstumskurve, die Feder wächst wesentlich langsamer

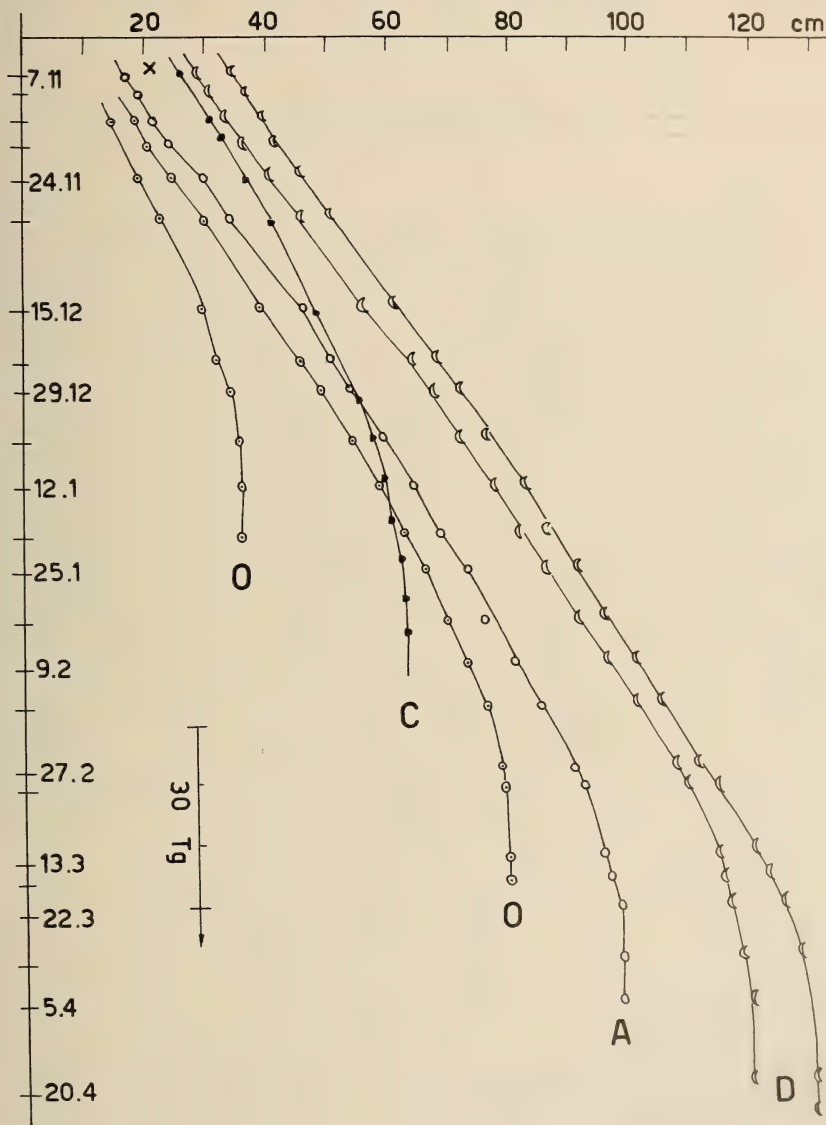


FIG. 44.

Längenwachstum der Federn verschiedener Bezirke (O, A, D, C), bei natürlicher Regeneration (x trennt Federn ohne Augmuster (rechts) von Augfedern; vergl. Tafel I, Abb. 3).



(WR = 5,0). Während der Abflachung der Kurve gegen das Ende der Federbildung verdichten sich die Äste in der Dunenzone zu einem zweiten Maximum, womit auch für diese Eigenheit (vergl. Fig. 14) ein Anhaltspunkt gefunden ist.

*43. Wachstum während der Bildung der Federspitze  
und des Augmusters (Fig. 45)*

Wenn wir die Kurven der Fig. 44 verlängern bis zur Mauser, dem Beginn der Regeneration (die Zeichnung müsste beinahe um die Hälfte nach oben (100 Tg) verlängert werden), so ergibt sich eine enorme Verflachung der Linien. Um eine eventuelle Latenzzeit nach der Mauser bis zum Einsetzen der Regeneration auszuschalten, wurden einzelne Follikel gerupft und ihre Neubildung genau gemessen (Fig. 45). Hier zeigt sich nun die starke Abflachung der Kurven, welche einem Wachstumsstau entspricht. Die Wachstumsrate der Spitze einer Feder des Grundtypus beträgt durchschnittlich 3—3,5 mm pro Tag. Nach 10 cm Federlänge tritt eine Beschleunigung bis zur Wachstumsrate 6 ein. Ob in dieser ersten Phase eine allmähliche Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit erfolgt oder eine Abflachung der Kurve (Fig. 45 ?) nach einem ersten Anwachsen möglich ist, kann nicht nachgeprüft werden. Der wichtige in der Haut versenkte Abschnitt des Keims lässt sich nicht erfassen, zudem ist die Messgenauigkeit zwischen den dichten Anlagen gering. Die Interpolation der Kurven vom Zeitpunkt der Rupfung (möglicher Beginn des Wachstums) bis zu den ersten Messpunkten zeigt, dass ein Wechsel im Wachstum eintreten muss. Dieser Knick ist für Federn des Bezirks O (Grundtypus) relativ gering, nimmt aber über Bezirk A (Bruchrand) zum Bezirk D (Halbmondfedern) zu. Es kann vermutet werden, dass damit ein Anhaltspunkt für die Bruchstelle vor den Augfeldern und die Reduktion der Astspitzen der Halbmondfedern gefunden ist (vergl. Fig. 5, 17). Die Halbmondfedern zeigen die Verflachung der Kurve nur sehr schwach; die Wachstumsrate steigt von 5 auf 6,7. Der Wachstumsstau fehlt praktisch bei diesen Federn, womit der Zusammenhang mit dem Verlust des Augmusters klar hervortritt. Ganz besondere Beachtung verdient noch das Maximum der Wachstumsrate im Bereich der längsten Augfedern des Bezirks A. Diese Federn unterliegen dem Wachstumsstau, der zum Augmuster führt, und wachsen danach

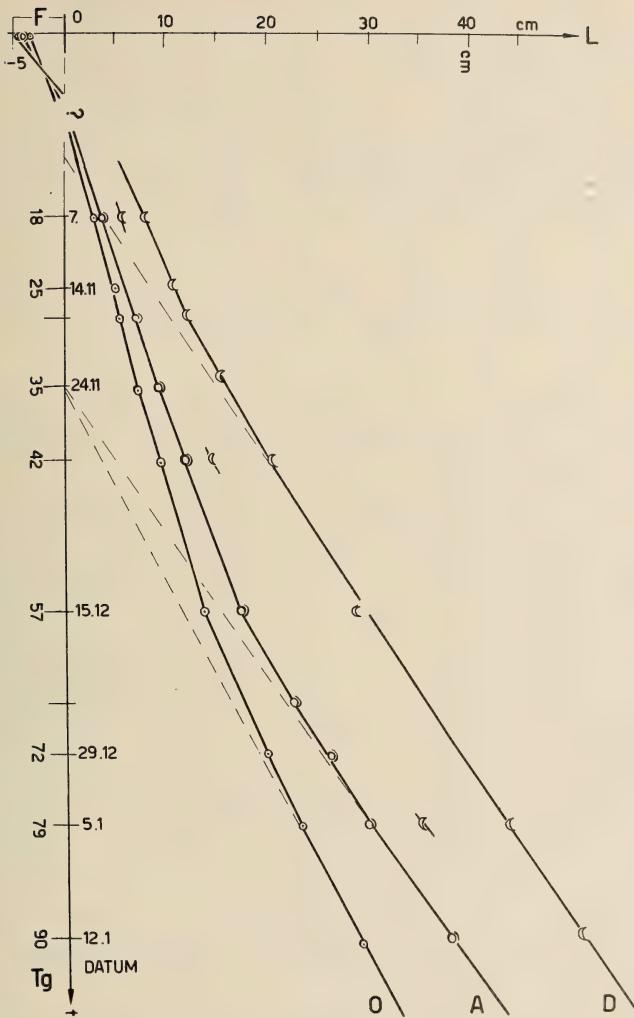


FIG. 45.

Längenwachstum der Regenerate nach Rupfung (20.10.). F = Follikelgröße; 0-40 cm Federlänge von der Hautoberfläche gemessen; ? = unmessbarer Beginn der Federregeneration; erste interpolierte Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit (Max.: D, Min.: O), in Zusammenhang mit Reduktion der Federspitze (Halbmondfeder) und des Bruchrandes (Mod. A.). Gestrichelte Linie zeigt Wachstumsbeschleunigung; Verzögerung bei der Bildung der Federspitze beträgt bei Mod. D (ohne Augmuster) 12 Tage, Mod. O, A (Augfedern) ca. 35 Tage (Differenz: 23 Tg = Wachstumsstau bei Augfedern).

zu einer grossen Länge aus, wie sie das Gesamtbild des Rades erfordert. Um dies zu ermöglichen, steigert sich die Wachstumsrate der Feder auf das Maximum.

Die Oberschwanzdecken des Pfaus zeigen ein Wachstum, welches in bezug auf Wachstumsrate (5—8) sowie auf die Dauer (120—280 Tg) ein Maximum im Vogelreich darstellt. Die Bildung des Augmusters in der Federspitze ist durch einen Stau um die Hälfte der Wachstumsgeschwindigkeit charakterisiert.

##### 5. ÜBERBLICK ÜBER BAU UND BILDUNG DER AUGFEDER (Fig. 46, 47)

Nachdem wir nun alle Elemente und ihre Bildung im Detail beschrieben haben, soll versucht werden, einen Gesamtüberblick über die Entstehung einer Augfeder zu geben.

In Fig. 46 sind einige Aspekte der Analyse zusammengestellt: die Anzahl der Äste auf einem Keimquerschnitt (A), Dichte (D) und Länge (L) der Radien sowie die daraus errechnete Produktkurve (P), die Menge der Melaninkörner (M) und die Abstände der Gitterebenen (3 d) zeigen die besondere Situation bei der Ausbildung der Augfelder und der Randstreifen. Die Deutung dieser Erscheinungen durch einen Aufstau des axialen Wachstums bis zum Schaftbeginn und anschliessende Beschleunigung konnte durch Messungen der regenerierenden Feder weitgehend bestätigt werden (Fig. 44, 45). Den Schlüssel zur Erklärung der Form der Augfelder brachte die Übereinstimmung mit dem Verlauf der Verhornungs-Isomorphen. Die Isomorphen selbst werden durch die verschiedenen Geschwindigkeiten des axialen Wachstums ebenfalls verändert, was durch Aufstau und nachfolgende Beschleunigung zu den konzentrischen Augfeldern führt.

Wenn wir versuchen, auf dieser Grundlage die Ontogenese der Augfeder zu deuten, so wird dadurch das Muster in Abhängigkeit von Prozessen der Federbildung gestellt. Dies schliesst jedoch nicht aus, dass die erzeugenden Gradientenserien speziell auf das Augbild hin geordnet sind. Wir werden in der Diskussion auf dieses Problem von zufälliger oder auf das Endbild hin gezielter Entstehung noch eingehen.

Zeichnen wir die Spitze einer Augfeder des Typs O (XIV/14; Fig. 48), indem wir die Rami senkrecht zum Schaft montieren (nach

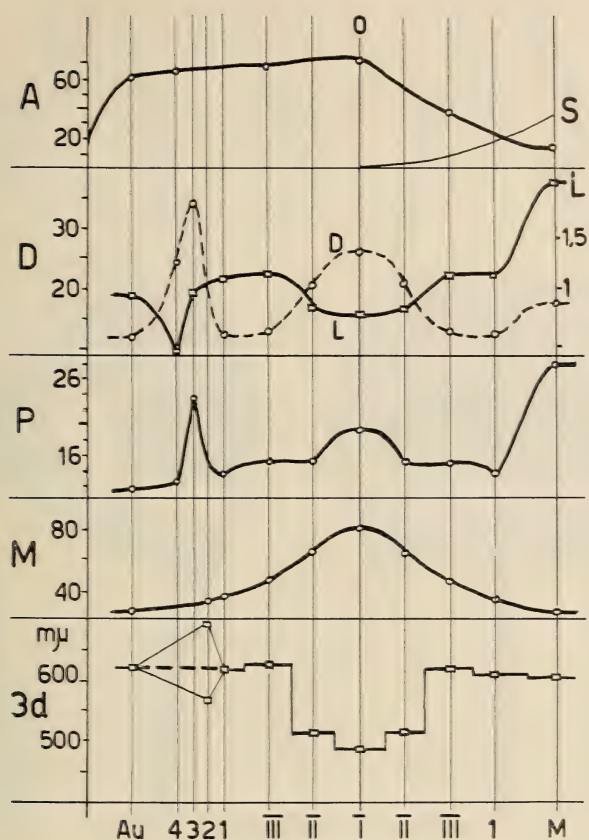


FIG. 46.

Analyse des Augmusters (Zusammenstellung):

A = Anzahl der Äste auf den Isochronen: S = Grösse des Schafts.

D = Dichte (pro 1 mm): L = Länge (mm) der Radien.

P = Produkt (Anzahl Radien pro Leiste).

M = Anzahl Melaninkörner pro 1  $\mu$  Gitterbreite.

3d = Wellenlängen der erzeugten Gitterfarben bei senkrechtem Lichteinfall.

(O: O-Isochrone); unten: Angabe der Augzonen.

LILLIE und JUHN, 1936), so liegen alle Punkte, welche im Keim auf gleicher Höhe sind, auf 45°-Linien zum Schaft (Fig. 48, nur linke Hälfte dargestellt). Nun lässt sich das Muster in den Keim transponieren (Fig. 47), denn es ist möglich, in die räumlich entworfenen Keimquerschnitte, welche Isochronen darstellen, die



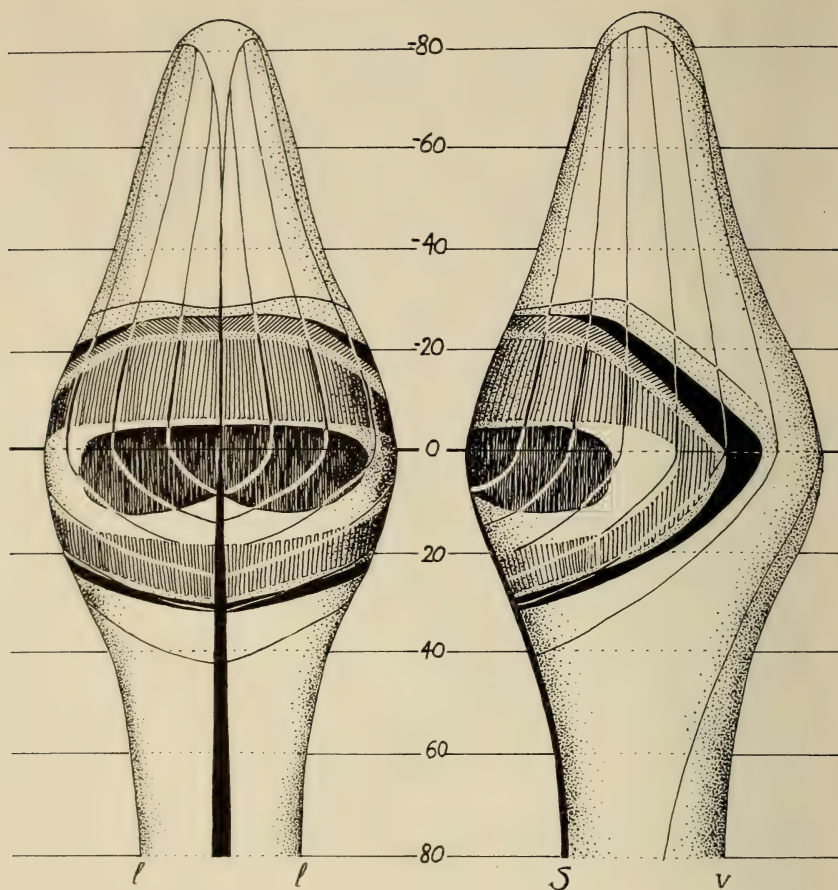


FIG. 47.

Schematische Darstellung der Lage des Augmusters im Keim (links: von dorsal, rechts: von lateral (l)). 1:10 verbreitert. Eingetragen ist jeder 10. Ramus von Spitze bis Schaftansatz; waagrechte Linien: Isochronen mit Angabe der Höhe über und unter dem Schaftbeginn (O-Isochrone). Muster: vergl. Fig. 4, 48.

(Zeichnung: E. SANDMEIER)

Verteilung des Augbilds einzutragen. Wenn unsere Beschreibung den Isochronen folgt und wir erklären, welche Faktoren im Keimquerschnitt zum Augmuster führen, dann haben wir das zu Beginn gesteckte Ziel erreicht und die Feder entsprechend ihrer Bildung im Keim geschildert. Alle Zahlen beziehen sich dabei nur auf eine Hälfte des Keims (analog wie Fig. 48).

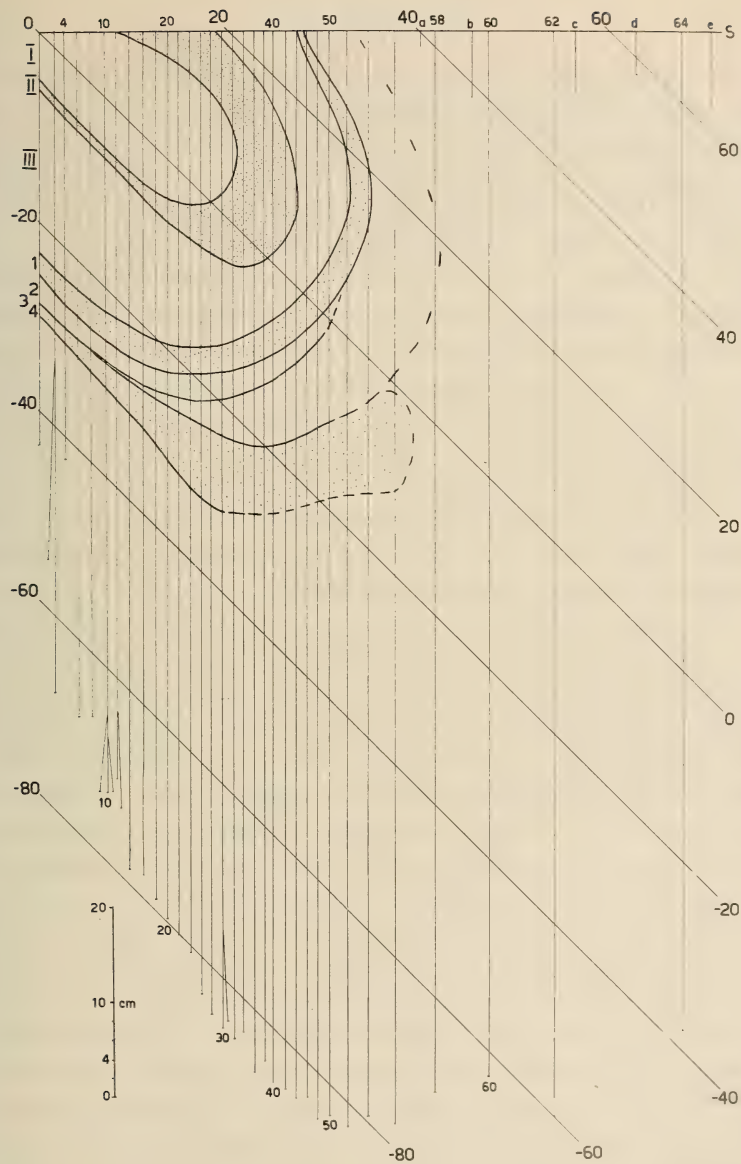


FIG. 48.

Spitze einer Augfeder (XIV/14); linke Hälfte montiert nach LILLIE. S = Schaft (Abszisse); kleine Zahlen (1-64): Äste (senkrecht zum Schaft gezeichnet, nur jeder 2. Ramus eingetragen); a-e: Einschalttrami; grosse Zahlen (-80 bis 60): Isochronen (45°-Linien).

### 51. Aussenzone

85 mm über dem Schaftbeginn werden im lateralen Bereich des Kragens die ersten 13 Leisten ausgebildet (Nr. 30—43). Der Keim wächst allmählich in die Breite, währenddem sich die Differenzierung gegen ventral und dorsal ausbreitet. Auf der -80-Isochrone sind 32 Leisten (Nr. 21—53) angelegt. Erst 40 mm über dem Schaftbeginn ist die Differenzierung im dorsalen Gebiet beendet. Nun liegen 63 Leisten auf einem halben Keimquerschnitt (Nr. 1—63). Erfolgt die Ausfüllung des dorsalen Gebiets verzögert, jedoch sprunghaft, so ergeben sich die Modifikationen A und D, wo während langer Zeit die Astbildung über dem Schaftbeginn fehlt. Diese Steigerung der dorsalen Leistendifferenzierung nimmt von Bezirk O gegen caudal zu (Bezirk D). Bei der Messung der regenerierenden Federkeime konnte ein erster Knick in der Wachstumskurve postuliert und mit dieser Erscheinung in Zusammenhang gebracht werden (Fig. 45 ?). Der eigentliche „Bruchrand“ muss jedoch gemeinsam mit dem Augmuster betrachtet werden.

Die grünen Radien weisen eine relativ starke Differenzierung in proximale und distale Ästchen auf. Die Lage der Schillerradien ermöglicht keine grosse Farbkonstanz, so dass die Farbe je nach Einfallswinkel von bronze bis grün wechselt. Sowohl Form wie Farbe der Radien sind über den ganzen Keim gleich ausgebildet. Blicken wir zur Erklärung auf die erzeugende Zone, so zeigt sich ein stark in die Dicke wachsender Kragen. Die D-Isomorphe verläuft beinahe 1 mm über dem Keimbeginn, ohne dorsales aber mit weitausladendem ventralen Dreieck. Die Melanineinlagerung ist gross, wobei die Radienzellen sehr stark verbreitert werden. Es tritt ein deutlicher Unterschied zwischen ventral gerichteten Bogenradien und dorsaler Radiogenplatte auf. Die dorsal früher einsetzende Differenzierung ergibt weniger dichte Radiogenanlagen, so dass bei der Melanineinlagerung ovale Zellformen entstehen, die im Gegensatz zu den dichtgelagerten mit Krempen versehenen Bogenradien sind. Der Verlauf der K-Isomorphe von Radien und Rami folgt praktisch einem C-Niveau, daher sind Äste und Schillerstruktur über den ganzen Keim gleich ausgebildet. Gabelungen und Frassspuren haben wir als Hinweise auf Unregelmässigkeiten gefunden, welche beim stets zunehmenden Dickenwachstum des Keims auftreten können.



## 52. Randstreifen

30 mm über dem Schaftbeginn setzt entlang einer Isochrone auf 30 Leisten der gelbe Randstreifen 4 ein. Er umfasst genau die dorsale Hälfte des Keims und ist durch eine Verkürzung der Radien, die bis zum Bruchrand führen kann, ausgezeichnet. Die gelb erzeugende Farbstruktur entspricht einer Vergrößerung des Gitterabstandes, der sich gegen den Randstreifen 3 wiederum verdichtet. Das Gitter wird unregelmässig, was zum violetten Randstreifen 2 führt. Der Bruchrand sowie diese Randstreifen sind nur in der oberen Hälfte des Auges ausgebildet. Ihr Verlauf zeigt eine allmähliche Ausbreitung gegen ventral im Keim. Diese Linie entspricht jedoch dem Gefälle der K-Isomorphe während der Bildung des Augenzentrums (Fig. 13). Wir können die Entstehung der Farben in direkten Zusammenhang bringen mit dem Bildungsgeschehen der innersten Augfelder. Viele Indizien, so Vermehrung der Astanzahl auf das Maximum von 70, Zunahme der Melanin-einlagerung und der Differenzierung der Radienzellen, maximale Dichte der Radien am Schaft, dichteste Radien am Ast bei entsprechender Länge, d. h. grösste Leisten, weisen auf eine Steigerung des Dickenwachstums hin während einer Verlangsamung des axialen Wachstums des Keims bis zum Maximum beim Schaftbeginn (O-Isochrone). Dieser Aufstau hat auf den Verlauf der Verhornung einen Einfluss, der sich gleichzeitig 30 mm höher abspielt. Die K-Isomorphe biegt von ihrem horizontalen Verlauf im dorsalen Bereich aus und weist gegenüber dem ventralen Teil des Keims einen krassen Sprung auf. Die in Fig. 13 dargestellte Situation zeigt diesen Verlauf 11 mm nach der O-Isochrone. Die Kurven der Randstreifen entsprechen dieser K-Isomorphe, somit können sie als Übergang zu den Augfeldern gewertet werden. Die Verkürzung und Verdichtung im Randstreifen 4 und die danach einsetzende extreme Verlängerung und Auflockerung, muss in Zusammenhang mit der erzeugenden Zone und den Differenzierungsvorgängen gebracht werden. An dieser Stelle ist ja auch, wenn wir von Bezirk O nach caudal wandern, eine Reduktion der Astspitzen über den Bruchrand zur Halbmondfeder zu beobachten (vergl. Fig. 14). Im Keim A (vor Augbildung) zeigt sich eine plötzliche, sprunghafte Vermehrung der Leisten, die den gesamten Kragen ausfüllen. Dies deutet auf eine Steigerung der Differen-



zierung hin, welche sich nach caudal zunehmend auswirkt, da dort der dorsale Teil des Keims nicht in Leisten gegliedert wird. Durch die intensiv gesteigerte Differenzierung ergeben sich zwei räumlich getrennte Folgen. In der Differenzierungszone der Radian erfolgt eine Verdichtung und Verkürzung der Ästchen; in der Wachstumszone können als neue Grundlage grosse Leisten gebildet werden, woraus später lange und weniger dicht stehende Radian resultieren. Der sprunghafte Zuwachs der Produktkurve, als Indiz für die Grösse der Leiste, tritt in Fig. 30, 46 sehr deutlich hervor. Was diesen Differenzierungssprung, der sich besonders im dorsalen Bereich des Keims zeigt, auslöst, ist noch unklar, sicher ist nur, dass damit die Bildung des Augmusters beginnt. Eine mögliche Erklärung wäre der nur unsicher zu ermittelnde Knick der Wachstumskurve (Fig. 45 ?), der als Beginn des axialen Wachstumsstaus angesehen werden kann. Zudem wirkt die viel spätere Astausbildung und Verhornung auf ihren typischen Isomorphen erneut formgebend auf diese Zone, so dass der Bruchrand (und die Schwächezone) dieser Kurve folgt.

### 53. Augfelder

Der Wachstumsstau und die intensive Differenzierung erzeugen im Kragengewebe völlig modifizierte Leisten mit grossen nicht eng liegenden Zellen, deren Anzahl vermehrt worden ist. Die Melanineinlagerung ist stark gestiegen. So entsteht bei der langsamen Verhornung entlang der K-Isomorphe das weitmaschige Gitter des braunen Augfeldes III, welches sich allmählich nach ventral zu ausbreitet. Auf der -10-Isochrone finden wir 35 Leisten des Augfeldes III, 4 des gelben Randstreifens 1, die weiteren Randstreifen werden hier unscharf, es können 3 violette, 7 dunkelgrüne und 6 gelbe Leisten abgegrenzt werden. Die letzten 13 Äste bleiben grün. Auf der -6-Isochrone setzt über 20 Leisten das türkisfarbene Augfeld II ein, als schmaler Übergangsstreifen zum dunkelblauen Augfeld I. Die Wachstumsvorgänge im Keim haben sich weiter verlangsamt. Die Radian verdichten sich, und die Pigmenteinlagerung nimmt zu. Die spätere Verhornung dieser Zone erzeugt ein engmaschiges Gitter und eine maximale Differenzierung der Radian zu HR und BR. Auf der O-Isochrone haben die Farbfelder ihre maximale Ausbreitung auf dem Keim erreicht. Bis zur Leisten-

nummer 28 erstreckt sich das Augfeld I, 12 Leisten sind türkisfarben, und das Augfeld III reicht bis Nr. 46. Von den Randstreifen ist nur noch der gelbe (1) bis Astnr. 49 deutlich zu verfolgen, die restlichen 21 Leisten zeigen das Grün der Aussenzone. Nun erfolgt eine Wachstumsbeschleunigung. Die Anzahl der Leisten im Keim geht rasch zurück über 55 bei der 10-Isochrone auf 26 bei der 30-Isochrone. Mit dem Schaftbeginn tritt das dorsale Dreieck in der erzeugenden Zone auf. Durch seine allmähliche Vergrößerung entsteht eine zunehmende Schaftleiste. Die Linien gleichzeitiger Astausbildung und Verhornung beginnen wieder abzuflachen, ja sogar im dorsalen Bereich des Keims gegen den Mittelteil nach basal auszubiegen (Fig. 13 C). Die Melanineinlagerung nimmt ab. Diese Umwandlung der Vorgänge im Keim bewirkt die Reduktion der Farbfelder und damit den Übergang in den lockeren Mittelteil. Durch die Verzögerung der Ausbildung der Leisten im dorsalen Dreieck während der Abnahme des Dickenwachstums setzen viele Äste an der neu entstandenen Schaftanlage an, so stossen bis zur 10-Isochrone 15 Leisten zum Schaft. Die Melanineinlagerung wird entlang dem dorsalen Dreieck verzögert, womit das nierenförmige Einbiegen des Augfelds I erklärt werden kann. Durch Vergrößerung der Gitterabstände gehen die Augfelder durch das Türkis ins Braun und danach als Übergang zum Grün in das Gelb des Randstreifens 1 über. Der Verlauf der Farbfelder wird gekennzeichnet durch den Wechsel der K-Isomorphe bei der Beschleunigung, mit frühzeitigem Verhornungsbeginn und längerer Dauer im dorsalen Bereich des Keims. Auf der 12-Isochrone endet das Augfeld I, nach 18 mm Schaftlänge das türkisfarbene Augfeld II und bei 26 mm das braune Augfeld III. Die Randstreifen 3 und 4, welche als Übergangszonen durch den entscheidenden Differenzierungssprung charakterisiert wurden, treten in der unteren Hälfte des Auges nicht mehr auf. Nur Gelb und Dunkelgrün sind als Übergangsfarben zum Mittelteil anzutreffen.

#### *54. Lockerer Mittelteil*

Durch die Beschleunigung des axialen Wachstums ist der Keim auf die Hälfte des Umfangs zurückgegangen. Die Leistendifferenzierung erfolgt während des raschen Dickenwachstums, wodurch die Leisten schräggestellt werden und stark auseinanderweichen.

Im dorsalen Dreieck können während des Übergangs Einschalttrami differenziert werden. Auf der 60-Isochrone finden wir noch 16 Leisten im Keimquerschnitt. Diese Zahl verringert sich wegen der Ausdehnung der Schaftleiste bis auf 2. Das rasche Wachstum hat auch den Verlauf der Isomorphen verändert. So entstehen dorsal riesige Astanlagen neben dem sich langsam entwickelnden Schaft. Die Ausbildung der Radien erfolgt ohne seitlichen Druck, wodurch Unstetigkeiten bei der Ausweitung der Melanineinlagerung auftreten können. Die langen, mit wenig Differenzierungen versehenen Radien verhornen mit einem grün erzeugenden Gitter, wo die für die Augfelder typische Konstanz der Farben fehlt. Unstetigkeit der Stellung und Ausbildung der Schillerstruktur mit weiten Abständen in der Gitterebene lassen je nach Einfallswinkel die Variation von Grün bis Kupferrot zu. Gegen den Dunenteil geht die Einlagerung des Melanins bei dem nun hoch hinaufragenden dorsalen Dreieck zuerst zurück und verschwindet so allmählich auf dem ganzen Keimquerschnitt.

#### *55. Dunenteil*

Die Verlangsamung des Wachstums gegen Ende der Feder bringt eine erneute Verdichtung der Rami, so dass wiederum bis zu 30 Leisten im Keim entstehen. Die Differenzierung verläuft jedoch anders, zudem fehlt die Melanineinlagerung, wodurch Dunenradien gebildet werden. Zum Schluss verhornt die im Follikel steckende Basis des Keims zur Spule, währenddem die Mesoderm-pulpa verschwindet.

#### *56. Modifikationen*

Durch die Verschiedenheit der Reaktionen der beiden Keimhälfen auf die Wachstumsvorgänge während der Ausbildung entsteht die Asymmetrie der Fahnen. Die mediane Hälfte reagiert weniger intensiv, so dass dort die Augbezirke kleiner werden und gegen lateral früher wegfallen. In dieser Richtung besteht zudem generell ein Gradient, der die Verarmung der Muster zur Folge hat. Nach unserer Beschreibung scheint es wahrscheinlich, dass der Wachstumsstau beim Schaftbeginn abnimmt. Vom Bezirk O, wo das optimale Auge ausgebildet ist, nimmt auch nach caudal dieser Stau ab, was wiederum zum Verlust des Musters



führt. Dabei wirkt sich auch eine Reduktion der zentralen Äste des Apex aus. Durch eine nur schwache Verlangsamung des axialen Wachstums entsteht im dorsalen Bereich eine grosse Leistenvermehrung. Nach cranial, im Bezirk B, bleibt die Wachstumsbeschleunigung, die zur langen Oberschwanzdecke führt, weg. Ebenso wird der das Augmuster tragende Apex nicht ausgebildet. Die Goldschuppenfedern beginnen sogleich mit dem Schaft; wachsen langsam und dadurch mit dichten Ästen und Radien. Das Goldgelb des Federanfangs wird durch die geringe Beschleunigung in ein Grün übergeführt. Die Verarmung der Muster von Bezirk O nach lateral, caudal und cranial geht stets vom Zentrum des Auges aus. Es fallen zuerst die Augfelder I und II usw. weg. Dies bestätigt die Aufstautheorie und ermöglicht auch die Aufstellung der oben beschriebenen Gradienten dieses Wachstumsstaus. Es ist möglich, hierzu eine Feldwirkung zu postulieren, wobei vom Zentrum der Flur der Oberschwanzdecken von Bezirk O nach allen Seiten Gradienten dieser Wachstums- und Differenzierungsvorgänge auftreten.

## G. ZUSAMMENSTELLUNG

### DER ALLGEMEINEN PROBLEME DER FEDERBILDUNG

Die Analyse von Bau und Bildung der Augfeder hat uns zu verschiedenen Problemkreisen geführt. Die Beschreibung der Vorgänge im Keim brachte Tatbestände, die neue Gesichtspunkte der Federbildung betreffen. Wegen des allgemeinen Interesses sollen hier diese Ergebnisse als Zusammenstellung aufgeführt werden. Dabei können wir die bestehende Literatur nicht diskutieren, obwohl vieles mit ihr in Kontroverse steht:

1. Die Differenzierung der Leisten beginnt im lateralen Bereich des Keims (LILLIE, JUHN, FRAPS — ventral, ZISWILER, 1962 — dorsal) (p. 310). Im dorsalen wie im ventralen Dreieck ist die Leistenbildung verzögert. Der Keim zeigt durch intensive Zellteilung im Kragen ein Wachstum, das sich in eine axiale und tangential Komponente zerlegen lässt. Durch das Dickenwachstum werden die Leisten im ventralen Dreieck schräggestellt (p. 275). Im dorsalen Dreieck bewirkt die verzögerte Leistendifferenzierung das Ansetzen der Äste



am Schaft. Durch diese Prozesse in der Differenzierungszone während des Wachstums entstehen die schräggestellten Äste, die im ventralen Gebiet des Keims beginnen und an der dorsalen Schaftanlage enden.

2. Der Ablauf aller Federbildungsprozesse ist von zwei Faktoren abhängig; der Wachstumsgeschwindigkeit und der Differenzierung. Durch die Veränderung dieser Prozesse wird die Gestalt der Feder modifiziert. Langsames oder rasches axiales Wachstum beeinträchtigt die Grösse des dorsalen und ventralen Dreiecks. Damit wird die Dichte der Äste am Schaft und ihre Länge bestimmt, da ebenfalls das Dickenwachstum des Keims verändert wird. Als weitere Folge wird die Grösse der Leiste beeinflusst, wodurch Länge und Dichte der Radien festgelegt werden. Das raschere oder langsamere axiale Wachstum bestimmt das Durchlaufen der Ausgestaltungs- (Melanineinlagerung) und der Verhornungszone und gleichzeitig auch die räumliche Ausdehnung dieser Gebiete im Blutkiel (Fig. 13). Die Differenzierung wird vom axialen Wachstum ebenfalls beeinflusst, indem bei langsamem Wachstum intensivere Ausbildungen entstehen als bei raschem. Sie ist jedoch auch ein autonomer Vorgang, welcher im lateralen Bereich des Keims beginnend sich nach dorsal und ventral ausbreitet. Gegen das Ende der Federbildung geht die Differenzierung allmählich wieder zurück, bis ein Ectodermring zur Spule verhornt.
3. Tritt kein dorsales Dreieck auf (langsames Wachstum, starke Differenzierungsintensität), so wird kein Schaft gebildet. Die Rami stehen senkrecht im dorsalen Gebiet, was zu einem Apex (schaftlose Federspitze) führt (p. 314).
4. Der Verlauf der Differenzierungs-Isomorphe zeigt starke räumliche Trennung. Als erstes werden die Radien differenziert, danach beginnt dorsal die Schaftentwicklung, währenddem sich die Ausbildung der Äste langsam gegen ventral ausbreitet. Der Abschluss der Differenzierung verläuft umgekehrt mit ventralem Beginn und Verzögerung gegen dorsal, wo die Bildung der Schaftanlage den letzten Vorgang darstellt.

5. Die Keratinisierungs-Isomorphe verläuft entsprechend in einem höheren Niveau.
6. Durch intensive Melanineinlagerung wird die Form der Schillerradien mitbestimmt (Breite der Zellen) (p. 378).
7. Die Verhornung formt die endgültige Gestalt der Radien und im Falle des Pfaus die Schillerstruktur.
8. Alle Prozesse können durch die Wachstumsgeschwindigkeit in ihrem Beginn, im zeitlichen Ablauf und in der Ausbildung des dorso-ventralen Gefälles verändert werden (Fig. 13).
9. Die dorsale Hälfte des Keims reagiert dabei sehr viel stärker als die konservativere ventrale Seite.
10. Innerhalb einer Leiste besteht ein Gefälle der Differenzierung, Melanineinlagerung und Verhornung von dorsaler nach ventraler Radiogenplatte und von peripheren nach zentralen Radienzellen (Fig. 42).
11. Bei der Verhornung wird die Endform der Radien erreicht, wobei Keratinfibrillen ineinander verzahnt den Zelleib durchziehen. Die Radien sind nur bei äusserlicher Betrachtung klar zellulär aufgebaut; im Innern nimmt die Zellgrenze einen reissverschlussähnlichen Verlauf, welcher durch die Verzahnung den Zusammenhalt des Radius bewirkt.

Das Zusammenspiel aller Faktoren im Keim führt zur Verschiedenheit der Federelemente, dabei muss nochmals die dominante Rolle der axialen Wachstumsgeschwindigkeit hervorgehoben werden. Sie bestimmt nicht nur das zeitliche Durchlaufen der Prozesse in den verschiedenen Niveaus über dem Kragen (Isochronen), sondern auch die Prozesse selbst werden in ihrer räumlichen Ausdehnung verändert.

*Methodik der Federanalyse.* Durch genaue Ausmessung von Dichte und Länge der Radien und der Verknüpfung in der Produktkurve ist eine neue Methode zur Erfassung der Vorgänge im Keim erarbeitet worden, wobei der Vergleich Aussagen über die Wachstums- und Differenzierungsprozesse zulässt. Mit Hilfe der Vierfarbenfärbung nach Millot gelang es, die neu definierte K-Isomorphe im Keim festzulegen.

## H. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

1. Durch die biometrische und morphologische Analyse der Pfauenaugfeder, durch Zählung und Messung der Elemente haben wir versucht, die Endform in Beziehung zu den Bildungsvorgängen zu bringen. Es ist gelungen, im Federkeim ein Zusammenspiel von Gradienten der Differenzierungsprozesse und deren direkten Zusammenhang mit dem Muster der Augfeder zu zeigen. Die Ergebnisse stellen uns vor die generelle Frage, in welcher Beziehung das erreichte Muster und die erzeugenden Vorgänge im Organismus stehen. Dabei sind zwei gegensätzliche Auffassungen möglich. Entweder ist das Muster nicht mehr als das einfache Endergebnis der Ontogenese, d. h. allein durch die zufällige Ordnung in der Entwicklung erklärbar — oder es sind die ontogenetischen Vorgänge in einem höheren Ordnungssystem angelegt, welches auf das Endziel hin gerichtet ist, d. h. das Augmuster ist als Leistung der auf die Endform gezielten Prozesse zu betrachten. Im ersten Fall ist die Pfauenaugfeder zufälliges Endprodukt einer Ordnung von Erbfaktoren, im zweiten Fall das Ergebnis eines auf dieses Ziel geordneten Ablaufs.

Bei der Analyse der gefundenen Tatbestände tritt stets eine der Auffassungen in den Vordergrund; die Augfeder erscheint demnach als Mischung der beiden Möglichkeiten. Dabei sind auch die zwangsläufigen Formfaktoren in ein höheres Ordnungssystem eingegliedert. Es sollen im folgenden einige dieser Punkte dargestellt werden. Die Asymmetrie des Musters (Fig. 5 A), die Modifikationen mit Verarmung der Augfelder sind weitgehend direkte Folgen von Feldwirkungen in der Rückenflur. Das veränderte Federwachstum kann zur Gradientenwirkung führen, welche ungezielt, also im Sinne der ersten unserer beiden Annahmen, das Muster variiert. Doch schon der Abschlussrand durch die Halbmondfedern (Fig. 5 D) und die Lateralfedern (Fig. 5 C) führen zu Formen, die nur im entfalteten Rad als perfekte Begrenzung der mit Augflecken übersäten Fläche zu verstehen sind. Die Halbmondfedern schliessen sich zum lockeren Halbkreis, währenddem die Federn mit Fransenrand einen geschlossenen unteren Abschlussstreifen bilden. Sie realisieren die besondere Bildwirkung des gesamten Schauapparates.



Auch beim Schaft kann Form und Färbung nicht als nur zufällige Folge der Wachstumsvorgänge verstanden werden. Die ovale Querschnittsgestalt und die dunkle Melaninfärbung werden nur über den Bereich der Feder aufrechterhalten (auf Kosten der Festigkeit), der im entfalteten Rad sichtbar ist. Anschliessend wird ein blendendweisser Schaft mit rundem Querschnitt und optimaler Festigungsstruktur gebildet (Fig. 6).

Betrachten wir die Konturen der Augfelder, so erscheinen sie in Abhängigkeit von Gradienten der Differenzierung und der Verhornung im Keim (vergl. Fig. 13 B). Ihre Grenzen verlaufen jedoch scharf, so dass eine sprunghafte Veränderung des Gitterabstandes erfolgen muss und kein kontinuierlicher Übergang (Fig. 36, 46), was zeigt, dass sie nicht allein durch Gradientenwirkung zu erfassen sind. Es stellt sich die Frage, ob die Faktoren im Federkeim allein für das Muster verantwortlich gemacht werden können. Die Bildung der Augfelder ist ein mit erstaunlicher Präzision reproduzierbarer Vorgang, wobei das Muster mit schablonenartiger Genauigkeit festgehalten wird. Wo der Sitz dieser „Schablone“ ist, kann noch nicht erfasst werden. Wir wissen nur, dass er nicht im bildenden Keim selbst verankert sein kann und müssen ihn daher in der Steuerung suchen. Derselbe Follikel bildet nämlich beim juvenilen Pfau kurze Federn mit einfachem braun-weißen Flammenmuster. Erst in der dritten Juvenilgefiedersukzession tritt die Möglichkeit der Erzeugung des grünen Schillers auf. Dabei wird die Form der Melaninkörner verändert, und zwar gezielt auf ihre präzise Einordnung zum Gitter (Tafel VI, Fig. 12, 13). Hier spielt sich ein vorbereitender Prozess im Hinblick auf das spätere Schillermuster ab. Die Augfeder erscheint erst nach der Geschlechtsreife und muss somit im Zusammenhang mit der Veränderung des „inneren Zustandes“, wie wir das Zusammenspiel der Steuerungsfaktoren nennen können, gesehen werden.

Was erzeugt wird, ist jedoch nicht eine Verteilung von verschiedenen Farbstoffen, sondern die Ordnung eines einzigen Elementes der Melaninstäbe zu einem farberzeugenden Gitter. Dieses Gitter muss mit einer Genauigkeit reproduziert werden können, welche besser ist als  $0,01\mu$ , eine ungeheure Anforderung an das Steuerungssystem. Nur wenig grössere Abweichungen würden ein geordnetes Muster ausschliessen und konfuse Schillerfärbung zur Folge haben. Der Aufbau der Pfauenaugfeder mit diesem regel-



mässigen Gitter ist nur durch Ausnützung eines physikalischen Prinzips möglich. Diese Interferenzerscheinungen sind nicht zu vergleichen mit dem Irisieren einer Ölschicht oder einer Seifenblase. Der Organismus hat die Verwendung des physikalischen Gesetzes so unter Kontrolle, dass nicht beliebige Farben, sondern ein geordnetes, reproduzierbares Muster entsteht. Dass dabei die Reflexionsbedingungen durch den Bau des Gitters (vergl. Fig. 39) eingeschränkt werden, erscheint vorerst als zufälliges Ergebnis der Lagerung der Stäbe. Besinnen wir uns darauf, dass nur durch diese Beschränkungen ein konstantes, vom Einfallswinkel des Lichtes weitgehend unabhängiges Muster innerhalb derselben Feder erreicht werden kann, dann erscheint dieser „Zufall“ doch in einem etwas anderen Licht. Wenn wir alle diese Gesichtspunkte beachten, so bleibt wenig Raum für eine nur zufällige Ordnung, welche als Endprodukt dieses erstaunliche Augmuster erzeugt. Die verschiedenen Prozesse zum Aufbau der Gitterstruktur erhalten vom farbigen Endbild einen besonderen Sinn. Dies drängt zur Annahme, die ontogenetischen Vorgänge, die den ganzen Organismus betreffen, seien auf das Endmuster hin gezielt geordnet.

Der morphologische Beitrag dieser Studie vermag wohl Beziehungen höherer Systeme wahrscheinlich zu machen, welche das Anlagemuster auf das Endmuster hin ordnen; damit ist das Problem der Augfeder jedoch nicht geklärt, sondern weitergegeben an ein höheres Organisationssystem, welches der Gattung *Pavo* eigen ist. Dies führt uns zur Überzeugung, dass nicht eine Zufallsreihe diese einzigartige Ausnützung der Interferenz im präzisen Gitter der Melaninkörner bis zur Einordnung in ein optisch wirksames Augbild erreicht hat. So erscheint uns die Entstehung des Musters als ein vom ganzen Organismus im Zusammenspiel vieler Faktoren erstrebter Vorgang und nicht als das Ergebnis zufälliger Prozesse.

2. Die Analyse des individuellen Werdens führt zu einer anderen evolutionstheoretischen Fragestellung, welche die Entstehung des Augmusters aus unbekannten Formen abzuklären hat. Das Problem zeigt einen neuen Aspekt der Augfeder. Die Endform ist nicht nur ein raffiniertes aber belangloses Ergebnis von Vorgängen im Organismus, sondern sie kommt in einem grossen Zusammenhang zur Wirkung. Die „Phaneren“, wie man die auffälligen Erscheinungsformen auch nennt, stehen in Beziehung zu einem sehenden

Organ. Die Augfeder wird dadurch zur adressierten visuellen Struktur, sie wird eines jener „Organe zum Ansehen“, auf deren Bedeutung SÜFFERT (1929, 1932) aufmerksam gemacht hat und die seit der Selektionstheorie allgemein beachtet werden. Der Hahn präsentiert der Henne im Balzritual auffällig das entfaltete Rad. Somit wird das Muster funktionell in das Fortpflanzungsgeschehen eingeordnet. Es stellt sich nun die Frage, wie weit die dadurch mögliche Selektion durch geschlechtliche Zuchtwahl in Beziehung zur Entstehung dieses Musters gebracht werden kann, indem sie als richtender Faktor die Augfeder entscheidend weiterentwickelt haben könnte.

Wer im Rahmen der Selektionstheorie die Federentstehung untersucht, muss zwei Ebenen völlig gesondert überprüfen. Neben der psychischen, in der es um die Wirkung des Verhaltens tierischer Individuen geht, kann die Selektion auch auf molekularer oder biochemischer Ebene einsetzen. Auf dieser zweiten Stufe müssen die erblich fixierten Mutanten gesucht werden, die aus einer weitgehend beliebigen Anordnung der Melaninkörner das gesetzmässige Gitterwerk entstehen liessen. Der Evolutionsforscher muss sich mit dem Problem der Ausnützung und präzisen Beherrschung eines physikalischen Prinzips im Federkeim des Vogels auseinandersetzen. Hierzu kann die Selektion der Schönsten durch die Hennen primär nicht dienen. Ist die Möglichkeit der Bildung der Schillerstruktur gegeben, muss ihre Ausnützung zum Aufbau eines optisch wirksamen Augbildes erreicht werden. Diese Prozesse, welche die Veränderung des „inneren Zustandes“ des Vogels während der Geschlechtsreife zur Grundlage haben, müssen unter starker negativer Selektion durch Feinde erreicht werden. Das Gesamtmuster wird erst bei der Balz entfaltet, und nur so kann die Auswahl durch Hennen, denen eine ästhetische Fähigkeit zugebilligt werden muss (DARWIN, 1899; ZUR STRASSEN, 1935), eingreifen. Das Beispiel des weissen Hahns sowie die von einem völlig am Rücken gerupften Pfau befruchteten Eier in unserer Zucht zeigen, dass das Muster ein nicht unbedingt erforderlicher Faktor der Fortpflanzung ist. Es wird damit klar, dass durch Selektion von aussen nie das höhere Ordnungssystem selbst erzeugt werden kann. Diese Gedanken sollen beleuchten, dass die Ausgestaltung des Pfauhahns einen primären Prozess darstellt, der der Gattung *Pavo* eigen ist, und durch die Entwicklung der Erscheinung dieser Vogelgruppe erreicht

wurde. Ein weiterer primärer Prozess, das Balzritual, welches schon bei den Jungpfauen von der ersten Lebenswoche an eine Rolle im Sozialkontakt (eventuell als Imponiergebärde) spielt, sorgt für eine sekundäre funktionelle Einordnung des Musters. Inwieweit die beiden primären Prozesse zusammenwirken, um zu dieser prächtigen Endgestalt des Rades zu führen, bleibt vorerst unklar. Die Selektion kann erst in fortgeschrittenen Stadien des evolutiven Vorgangs eingreifen und zur Erhaltung und Weiterzucht der erreichten Erscheinung gegen die starke negative Selektion beitragen. Für die Entstehung des Musters müssen wir jedoch andere, wie uns scheint, primäre Tendenzen des Organismus verantwortlich machen.

3. Die vorangestellte Diskussion führt uns auch zur Ansicht, dass das Erscheinungsbild weit über das funktionell Deutbare hinausweist und als ein Phänomen mit hohem Eigenwert betrachtet werden muss. So kann das Muster des Rades mit den eigenartigen Ocellen nicht allein durch seine Funktion in der Balz verstanden werden. Wir stehen hier einem fundamentalen Problem der Biologie gegenüber. PORTMANN hat versucht, die Manifestation der Erscheinung unter dem Begriff der Selbstdarstellung in ihrer Besonderheit hervorzuheben. In dieser primären Eigenheit des Organismus können wir die Grundlage zum Aufbau des Ordnungssystems vermuten.

4. Die Pfaugfeder, in ihrer einzigartigen Komposition im Rad, ist ein Beispiel für eine Gruppe von Erscheinungen, bei denen die Leistung des Organismus und der Aufwand ungewöhnlich weit getrieben wurden. Die Augfeder steht was Komplexität der Differenzierung anbelangt auf einer Stufe, welche mit der von lebenswichtigen Organen verglichen werden kann. Dass dabei zur Farberzeugung ein physikalisches Gesetz im Gitter der Melaninkörner benützt und mit grösster Präzision beherrscht wird, macht das Erscheinungsbild zu einem Phänomen, das sich nicht durch eine zufällige Ordnung der Erbfaktoren erklären lässt. Es scheinen uns für die Entstehung verschiedene Wege denkbar: Die Makromutation, die noch nie beobachtet werden konnte, oder die von REMANE postulierte Synorganisation, wobei kleine Schritte sinnvoll gekoppelt werden, oder eine endogene Kraft im Organismus, die gezielt auf das Endmuster hin entwickelt.



Unsere Arbeit hat versucht:

1. Die Tatbestände der Morphologie der Feder sowie ihrer Ontogenese wissenschaftlich zu analysieren, unbekümmert um Beweise für eine Theorie.
2. In der abschliessenden Betrachtung auf Fragen hinzuweisen, welche in den zur Zeit am meisten geübten Erklärungen nicht beantwortet werden.

Die Ontogenese der Gefiederentwicklung, die Erforschung der Steuerung der Federbildungsprozesse sowie die Wirkung des Augmusters auf die Hennen und Artgenossen können noch weitere Beiträge zum Verständnis der Pfauenaugfeder liefern.

## J. ZUSAMMENFASSUNG

Ausgehend vom Erscheinungsbild der Augfeder von *Pavo cristatus* L. unterwirft diese Arbeit sowohl die Strukturen der ausdifferenzierten Feder als auch ihre Bildung im Keim einer genauen morphologischen Analyse. Da die vielen Teilergebnisse jeweils am Ende der Kapitel (in Kleindruck) schon zusammengefasst sind, stellen wir hier nur kurz die wichtigsten Punkte zusammen.

Die histologische Untersuchung des federbildenden Blutkiels bringt uns neue Einsichten in die Entwicklung der Feder und ein besseres Verständnis der Dynamik der Bildungsgänge (vergl. p. 271). Dabei gelangen wir zu einer präziseren Vorstellung über die Vorgänge, die zur Schrägstellung der Ramusleisten führen, welche die typische Fiederung der Feder bewirkt (p. 310). Bei der Analyse der Bildung der Federelemente zeigt sich, dass Leisten, Radien, Äste und Schaft im Keim räumlich (und damit zeitlich) sukzessiv ausdifferenziert werden. Zu ihrer Beschreibung führen wir die Begriffe der Isochronen und Isomorphen ein (p. 276), womit wir Linien gleichzeitiger, respektive gleichartiger Ausbildung bezeichnen (vergl. Fig. 13). (Alle neuen Gesichtspunkte der Federentwicklung von allgemeinem Interesse sind auf p. 397 in einem speziellen Kapitel zusammengestellt).

— Die Betrachtung der endgültigen Federform und ihrer Bildungsvorgänge führt zur Hypothese eines Aufstaus des axialen



Wachstums während der Augbildung. Durch genaue Messung und Vergleich von Länge und Dichte der Rami und Radien gelingt es, Zusammenhänge zwischen den Formen und den Differenzierungsvorgängen im Keim zu erkennen, die in Übereinstimmung mit den verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten gebracht werden können. Mit diesen Resultaten stehen auch jene von Messungen der Wachstumsrate im regenerierenden Keim in Übereinstimmung mit unserer Annahme, dass die mächtige Federspitze als Trägerin des Augmusters durch einen Aufstau des axialen Wachstums erzeugt wird. Nach dieser Phase wächst die Feder während der Bildung des lockeren Mittelteils mit einer enormen Rate bis zu 8 mm pro Tag (vergl. p. 385).

- Bei der Beschreibung der Radien wird am Begriff der Totalmodifikation festgehalten, obwohl die Ästchen durch eine Ausbreitung der Basallamelle und Reduktion der Differenzierungszone und des Pennulums zu einheitlichen Schillerradien werden.
- Die Schillerfarben, welche hauptsächlich die konzentrischen Farbfelder des Augmusters bestimmen, finden ihre physikalische Erklärung in einem elektronenmikroskopisch feststellbaren Raumgitter aus Melaninstäben im Keratin der Radien (p. 361). Die theoretische Berechnung der Schillerfarben nach den ausgemessenen Abständen der Gitterebenen erweist sich als in Übereinstimmung mit dem Erscheinungsbild, womit der erste Nachweis eines von lebender Substanz erzeugten Gittereffekts im optischen Bereich erbracht wird.
- Die Konturen der Augfelder, die ohne Rücksicht auf Rami und Radien über die Fahne verlaufen, können mit einer Veränderung der Verhornungs-Isomorphen in Zusammenhang gebracht werden, denn das farberzeugende Gitter wird erst während der Keratinisierung in der Aussenzone der Radien gebildet (p. 375).
- Beim Vergleich der Modifikationen, denen die Augfeder in den verschiedenen Radbezirken unterliegt, kann die Reduktion des Musters weitgehend als Gradientenwirkung im Feld der Rückenflur gedeutet werden (vergl. p. 396).
- Ein Versuch, die Bildung der Augfeder zusammenfassend zu überblicken, schliesst die Arbeit ab (vergl. p. 388).

- In der Diskussion wird das Problem der ontogenetischen und evolutiven Erklärung dieses raffinierten Erscheinungsbildes angeschnitten. Viele Resultate führen uns zur Ansicht, dass „Zufall“ nicht die letzte Erklärung bei der Entstehung dieses Musters sein darf. Es lassen sich übergeordnete Faktoren zeigen, welche das Augmuster nicht als beliebiges Endprodukt der Ontogenese, sondern als gezielte Verwirklichung eines Gesamtbildes erscheinen lassen. Das Phänomen der Augfeder wird auch in seiner Eigenart als „Erscheinungsorgan“ dargestellt, welches weit über das funktionell Geforderte hinaus entwickelt wurde.

### RÉSUMÉ

Le présent travail décrit la morphologie et la formation de la plume ocellée du paon (*Pavo cristatus* L.). La comparaison entre le rhachis, les barbes et les barbules des différentes zones de la plume et leur formation dans le tube matriciel, mène à une théorie du développement du dessin de l'œil suite à un ralentissement de la croissance axiale.

La découverte d'une claire voie d'espace des granules mélanines est révélée par les recherches micro-électroniques des couleurs chatoyantes des barbules. Les effets de couleur sont dûs à l'interférence des rayons incidents sur les niveaux de la claire voie.

L'examen histologique du développement dans le tube matriciel donne un nouvel aspect des procès pendant lesquels se produit la position oblique des crêtes pennulaires.

La coïncidence du cours des isomorphes de la kératinisation avec les contours du dessin de l'œil est prouvée.

Dans la discussion il est question du problème ontogénique et évolutif de ce phénomène d'apparition extraordinaire.

### SUMMARY

This paper deals with the structure and development of the tail coverts („eye pattern“) of the peacock (*Pavo cristatus* L.). The shaft, barbs and barbules of the different zones of the „eye“

are compared. A theory is put forward as to their formation in the feather germ. The development of the eye pattern is shown to be the result of a transient retardation in axial growth.

The electronmicroscopical records of barbules with iridescent colours revealed that the melanine granules are arranged in a space lattice. Interference of incident rays at the planes of the space lattice produces the colour effects.

Histological analysis of the feather germ leads to a new understanding of the processes which cause the oblique position of the ridges.

The course of the keratinization isomorphes coincides with the contours of the eye pattern.

The ontogenetical and phylogenetical problems of the visible phenomenon of the eye pattern are discussed.

## K. LITERATURVERZEICHNIS

- ALTUM, B. 1854. *Über die Farben der Vogelfeder im allgemeinen, über das Schillern insbesondere*. Naumannia 4: 293-304.
- BECKER, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. reinw. und ihre Beziehung zur Nestlingsdune der Hühnervögel*. Rev. suisse Zool. 66 (23): 411-527.
- BRINKMANN, A. 1958. *Die Morphologie der Schmuckfeder von Aix galericulata L.* Rev. suisse Zool. 65 (34): 485-608.
- DARWIN, Ch. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London.
- DAVIES, H. R. 1889. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu andern Integumentgebilden*. Morph. Jahrb. 15: 560-645.
- DORST, J. 1930. *Recherches sur la structure des plumes des Trochilides*. Mém. Mus. nat. (Zool.) Paris 1/125: 125-260.
- DURRER, H. 1962. *Schillerfarben beim Pfau (Pavo cristatus L.)*. Verhandl. Naturf. Ges. Basel 73 (1): 204-224.
- und VILLIGER, W. 1962. *Schillerfarben der Nektarvögel (Nectariniidae). Eine elektronenmikroskopische Untersuchung*. Rev. suisse Zool. 69 (38): 801-814.
- ELSÄSSER, T. 1925. *Die Struktur schillernder Federn*. Journ. Ornith. 73: 337-389.
- ESPINASSE, P. G. 1939. *The developmental Anatomy of the Brown Leghorn Breast Feather and its Reactions to Oestrogene*. Proc. zool. Soc. London. A, 109: 247-288.

- FRAPS, R. M. and JUHN, M. 1936a. *Developmental Analysis in Plumage. II. Plumage Configurations and the Mechanism of Feather Development*. Physiol. Zool. 9: 319-375.
- 1936b. *Developmental Analysis in plumage III. Field functions in the breast tracts*. Physiol. Zool. 9: 378-406.
- GREENEWALT, C. H., BRANDT, W. and FRIEL, D. D. 1960. *The iridescent colours of humming bird feathers*. Proc. Americ. Soc. 104: 249.
- HARDESTY, M. 1933. *The feather of the guinea fowl and a mathematical theory of individual feather pattern*. Journ. Exp. Zool. 66: 53-86.
- JUHN, M. and FRAPS, R. M. *Developmental analysis in plumage. I. The individual feather: methods*. Physiol. Zool. 9: 293-319.
- KUHN, O. 1932. *Entwicklungsphysiologische Untersuchung an der Vogelfeder*. Roux. Arch. Entw. mech. 127: 457-541.
- 1956. *Probleme der Doppelbildungen in der tierischen Entwicklung (natürliche und künstliche Doppelfedern)*. Umschau in Wissenschaft und Technik, 20: 611-613.
- LILLIE, F. R. 1942. *On the development of feathers*. Biol. Revs. 17: 247-266.
- MASON, C. W. 1923a. *Structural Colors in Feathers I*. Journ. Phys. Chem. 27: 201-251.
- 1923b. *Structural Colors in Feathers II*. Ibid. 27: 401-447.
- MONTALENTI, G. 1934. *A physiological analysis of the barred pattern in Plymouth Rock feathers*. J. Esp. Zool. 69 (2): 269-345.
- NEWTON, J. 1704. *Treatise on Optics*. London.
- PADOA, F. 1948. *Storia naturale del sesso*. Edit. Giulio Einaudi.
- PORTMANN, A. 1948/60. *Die Tiergestalt*. Friedrich Reinhardt, Basel.
- 1948/59/64. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
- 1960. *Neue Wege der Biologie*. München.
- 1963. *Die Vogelfeder als morphologisches Problem*. Verhandl. Naturf. Ges. Basel. 74 (1): 106-132.
- REMANE, A. 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergl. Anatomie und Phylogenetik*. Leipzig.
- RENSCH, B. 1923. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern*. Journ. Ornith. 71: 269-276.
- 1925. *Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur*. Journ. Ornith. 73: 127-147.
- SAGER, E. 1955. *Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad*. Rev. suisse Zool. 62: 25-127.
- SCHENKEL, R. 1956/58. *Zur Deutung der Balzleistung einiger Phasianiden und Tetraoniden*. Ornith. Beob. Bern. 1. Teil: 53: 182-201. 2. Teil: 55: 65-95.
- SCHMIDT, W. 1949. *Altes und Neues über Strukturfarben im Tierreich*. Giessen. Giessener naturwiss. Vorträge. H. 6.



- 1952. *Wie entstehen die Schillerfarben der Federn?* Naturw. 39: 313-318.
- und RUSKA, H. 1961. *Elektronenmikroskopische Untersuchung der Pigmentgranula in den schillernden Federstrahlen der Taube.* Zeitschr. f. Zellforsch. 55: 379-388.
- 1962. *Über das schillernde Federmelanin bei Heliangelus und Lophophorus.* Zeitschr. f. Zellforsch. 57: 1-36.
- 1963. *Rindenzellen von Federn im Elektronenmikroskop.* Zeitschr. f. Zellforsch. 60: 80-88.
- STRONG, R. M. 1902. *The development of color in the definitive feather.* Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 40: 147-185.
- SÜFFERT, F. 1932. *Phänomene visueller Anpassung. I-III.* Zeit. Morph. Oekol. Tiere. 26: 147-316.
- VILTER, V. 1935. *La formation de la plume et son mécanisme histologique.* Bull. Ass. Anat. 36 u. 37: 1-93.
- ZISWILER, V. 1962. *Die Afterfeder der Vögel. Untersuchung zur Morphogenese und Phylogenese des sog. Afterschaftes.* Zool. Jb. Anat. 80: 245-308.

---

## TEXT ZU DEN TAFELN

### TAFEL I

- ABB. 1. Augfeder von *Pavo muticus* L. (Ährenträgerpfaue). Mod. A. Gegen Mittelteil (bes. rechts): Fehlstreifen (F-Isomorphe).
- ABB. 2. Augfeder des weissen Pfaus (*Pavo cristatus* var. alb.). Grundtypus O.
- ABB. 3. *Pavo cristatus* L., während der Regeneration des Gefieders. Halbmondfedern und Lateralfedern (ohne Augmuster) schon sichtbar, Augfedern noch zwischen den Pelzdunen versteckt (Wachstumsstau), Goldschuppen z.T. noch in Mauser (vergl. Fig. 45, x).

### TAFEL II

- Abb. 4. a = Verlauf einer Zellgrenze (Längsschnitt durch Radius). Elektronenmikroskopische Aufnahme (30 000 : 1, Phosphorwolframsäure-Kontrastierung); b = Strichzeichnung des gleichen Gebiets (Teil des Gitters und angrenzender Innenraum). Zellgrenze: Doppelmembran mit Zwischenlamelle; verzahnter Verlauf.

## TAFEL III

- Abb. 5. Differenzierung der Leisten in der Augzone (vergl. Fig. 23).
- a = Leistenbildung (Ventrallocus); 1. Radiendifferenzierung von peripher nach zentral.
  - b = Melanineinlagerung (von peripher nach zentral) Melanophoren im Ramogenteil.
  - c<sub>1</sub> = Melanineinlagerung (Verbreiterung der Zellen), laterale Leiste.
  - c<sub>2</sub> = Leisten des dorsalen Keimgebiets (Augfeld I) HR (rechts) mit Samtstruktur.
  - d = Melanineinlagerung abgeschlossen; im Ramogenteil nur noch wenige Melanophoren.
  - e = Verhornungsbeginn der peripheren Radien, Beginn der Astendifferenzierung.
  - f = Verhornung der Ästanlage von peripher nach zentral.
  - g = Verhornung der Radien und des Astes abgeschlossen.

## TAFEL IV

- Abb. 6. Querschnitt durch einen Radius des Augfeldes II (türkis). Lichtoptische Aufnahme (Phasenkontrast). Vergrößerung: 2600 : 1.
- Abb. 7. Querschnitt durch einen Radius des Augfeldes III (rotbraun). Elektronenmikroskopische Aufnahme. Vergrößerung: 2650 : 1.
- Abb. 8. Ausschnitt aus dem Querschnitt durch einen Radius des Augfeldes III. Vergrößerung: 12 000 : 1.

## TAFEL V

- Abb. 9. Querschnittsbild: Aussenzone mit Gitter der Melaninkörner und angrenzender Innenraum mit Tonofibrillen (Anfärbung mit Phosphorwolframsäure). Augfeld II (türkis). Vergrößerung: 45 500 : 1.
- Abb. 10. Längsschnittsbild der gleichen Region wie Abb. 9. Vergrößerung: 20 000 : 1.

## TAFEL VI

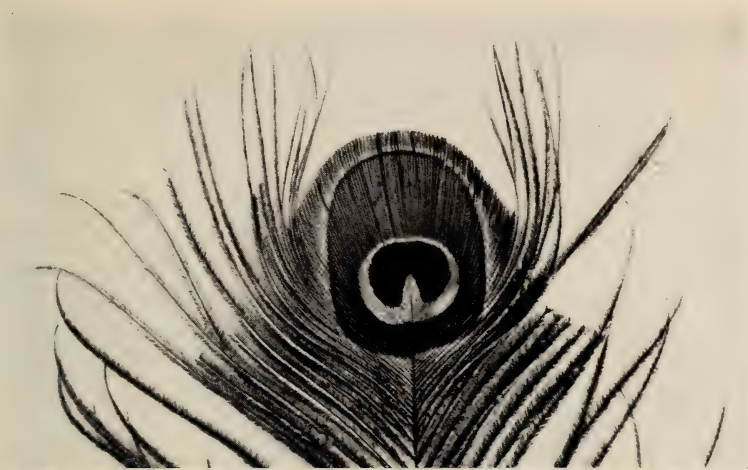
- Abb. 11. Längsschnitt durch die Region einer Zellgrenze. Randstreifen 1 (gelb). Zellgrenze als melaninfreier Unterbruch des Gitters in der Aussenzone sichtbar; im Innenraum Keratin durchgehend. Melaninstäbe im Gebiet der Zellgrenze quer angeschnitten. Vergrößerung: 7300 : 1.
- Abb. 12. Querschnitt durch einen Radius des braunen Juvenilgefieders (2. Sukzession). Melaninkörner grob granulär, ohne Ordnung eingelagert. Vergrößerung: 12 000 : 1.
- Abb. 13. Querschnitt durch einen Radius des Juvenilgefieders ohne Schiller. Erste Ordnung der Körner zu Reihen. Vergrößerung: 19 000 : 1.
- Abb. 14. Querschnitt durch einen Bogenradius des Augfeldes I (nur zum Teil schillernd). Vergrößerung: 17 000 : 1.

## TAFEL VII

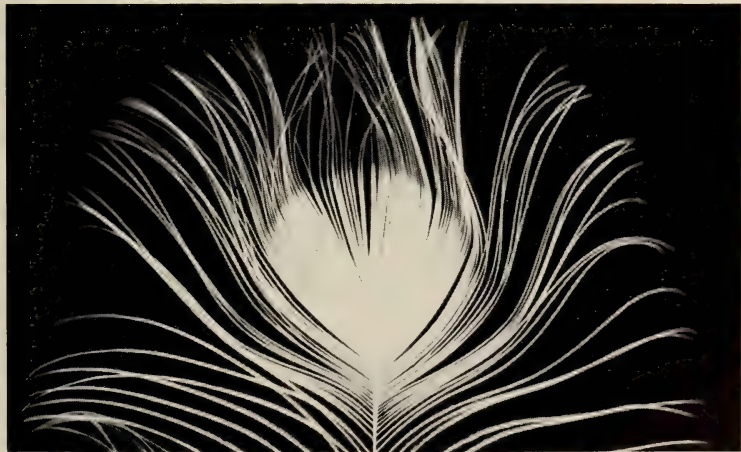
- Abb. 15. Gegenüberstellung der Gitter der verschiedenen Farbzonen der Augfeder. Von distal (oben) nach proximal (unten) wie sie hintereinander am Ramus folgen. Vergrößerung: 40 000 : 1.

Elektronenoptische Bilder: W. VILLIGER, Labor für Elektronenmikroskopie, Basel.





1



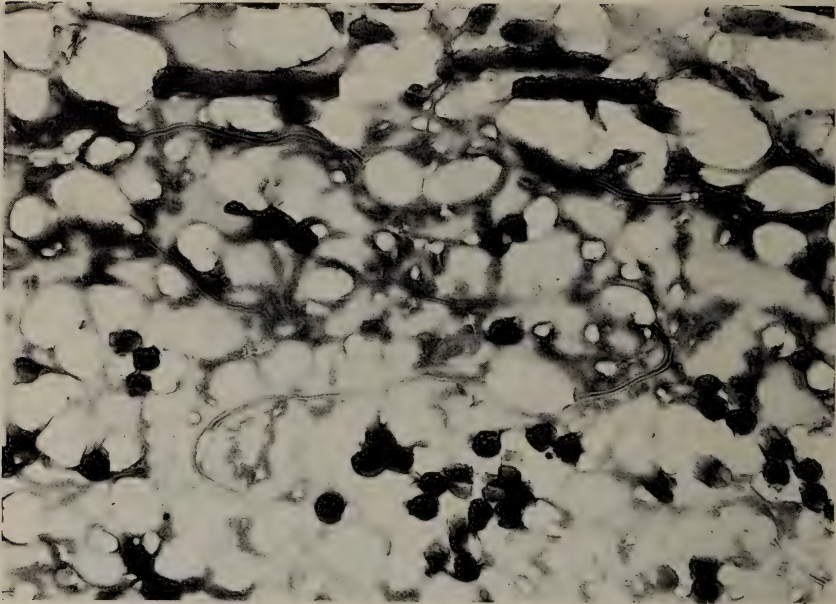
2



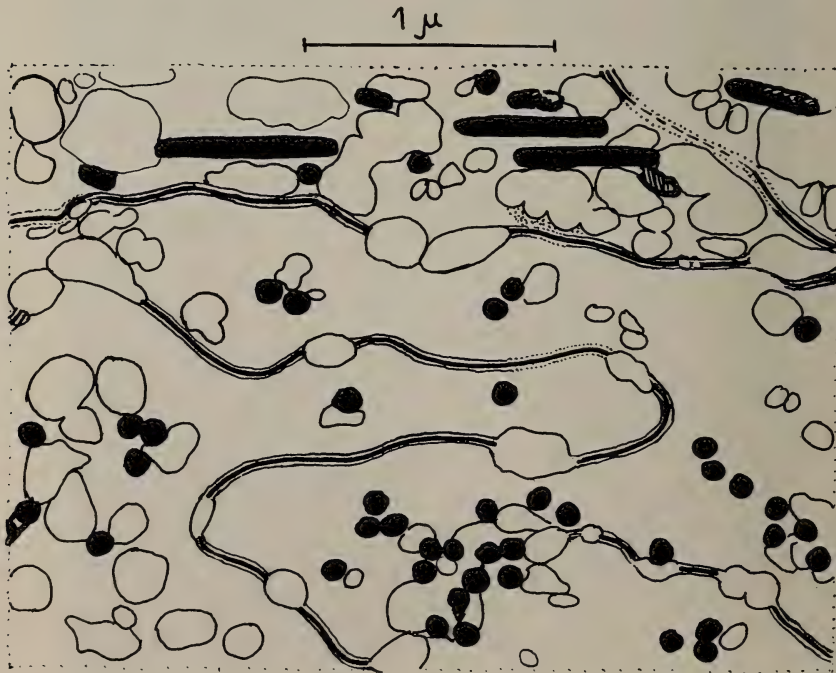
3

Tafel I: Abb. 1, Abb. 2, Abb. 3





4a



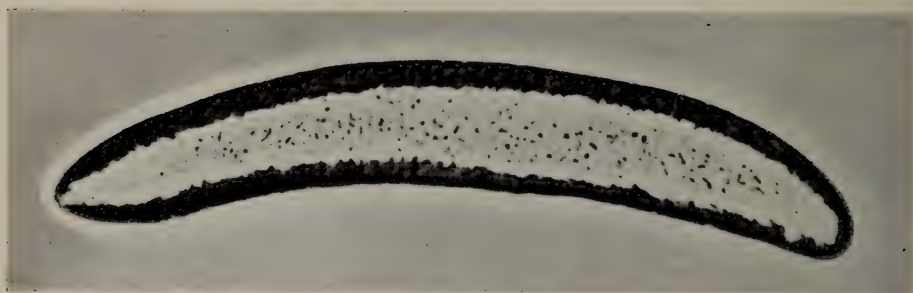
4b

Tafel II: Abb. 4a, 4b

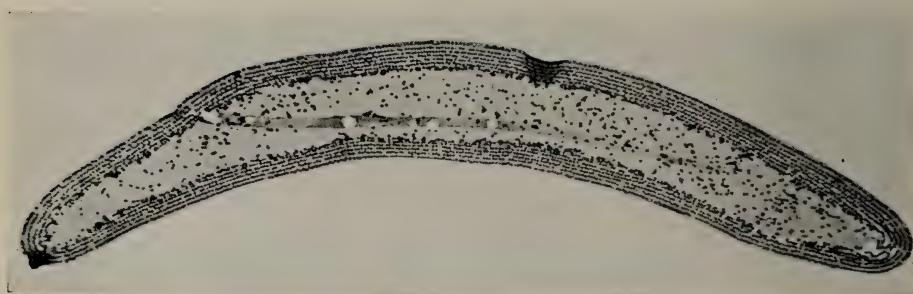


Tafe III: Abb. 5 a-g

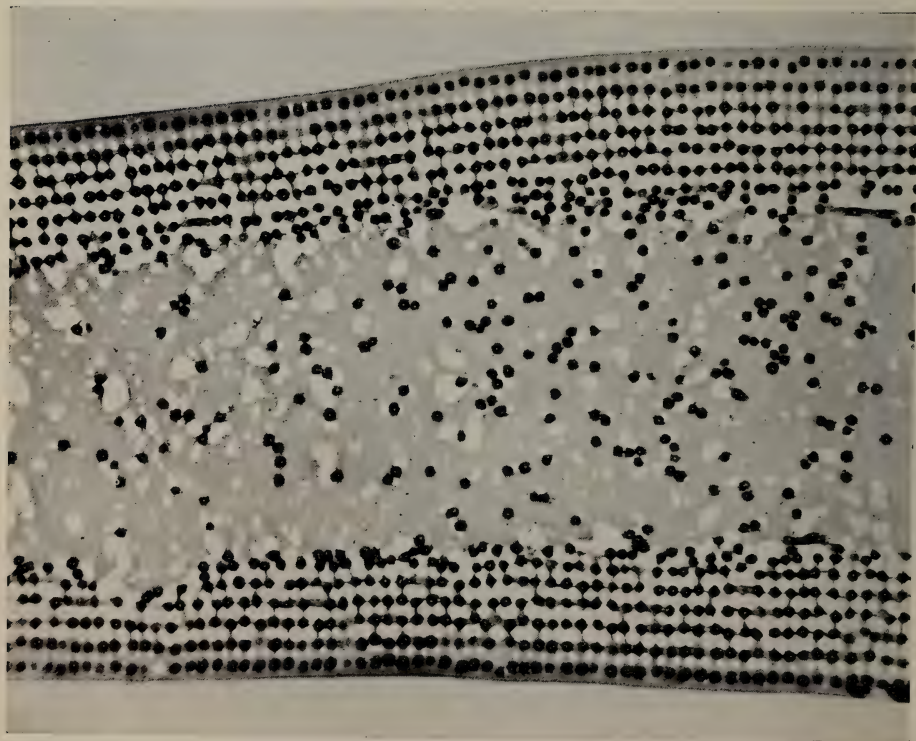




6

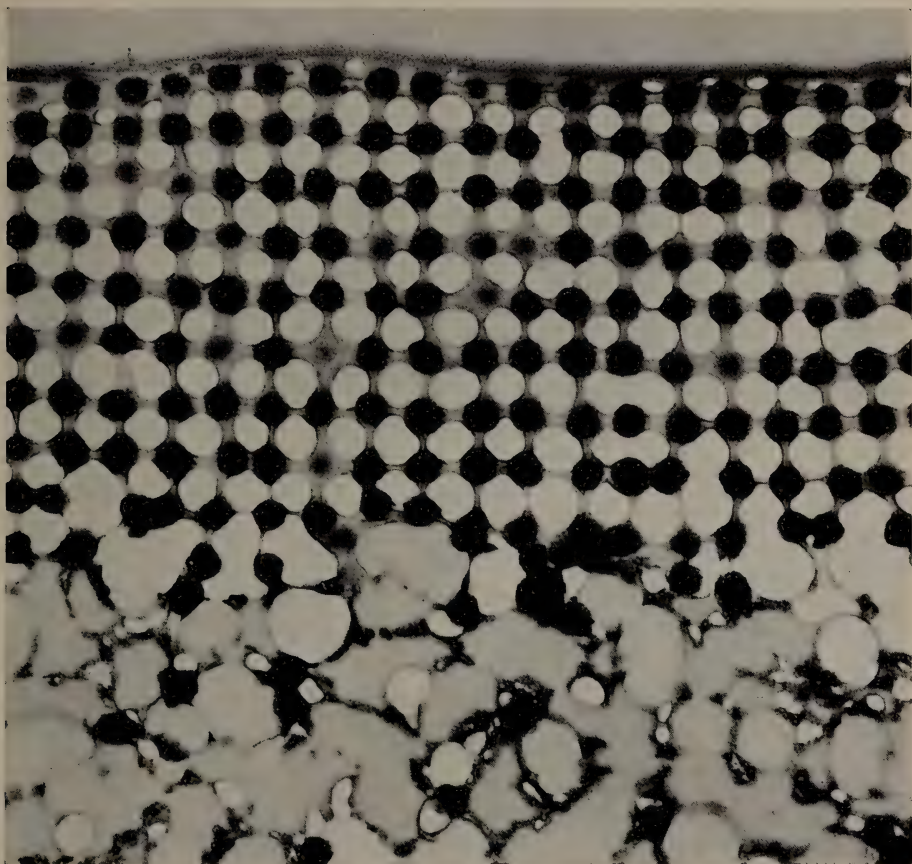


7



8

Tafel IV: Abb. 6, Abb. 7, Abb. 8

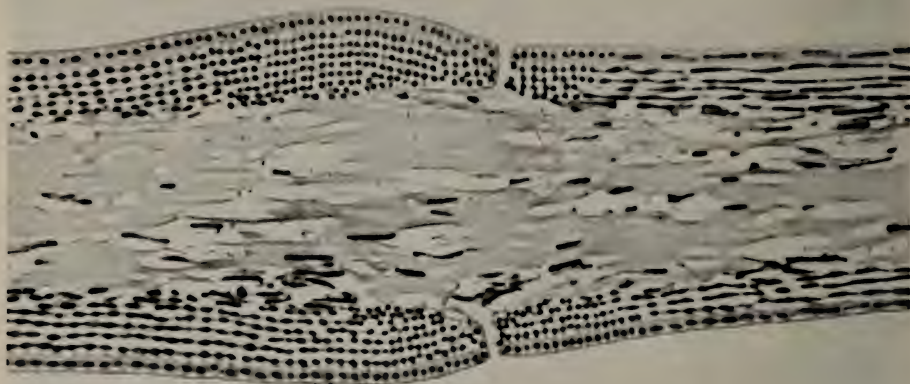


9

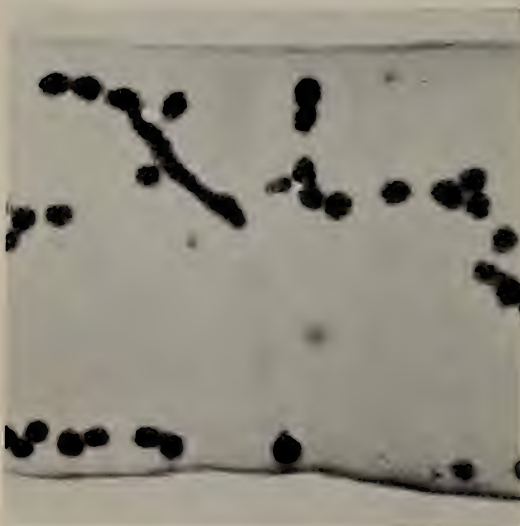


10





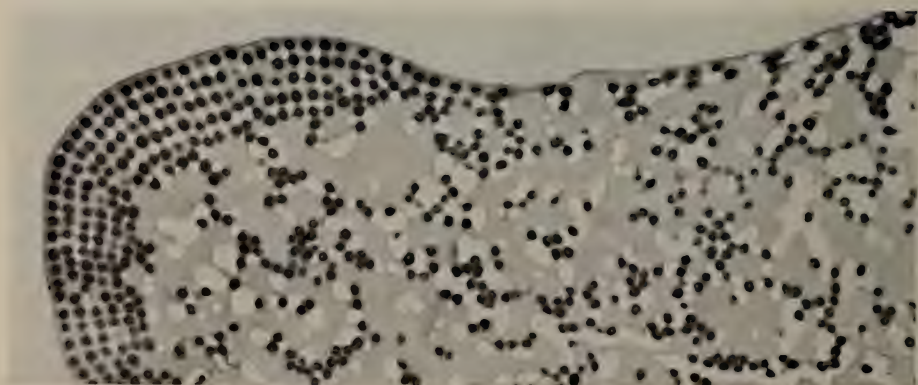
11



12

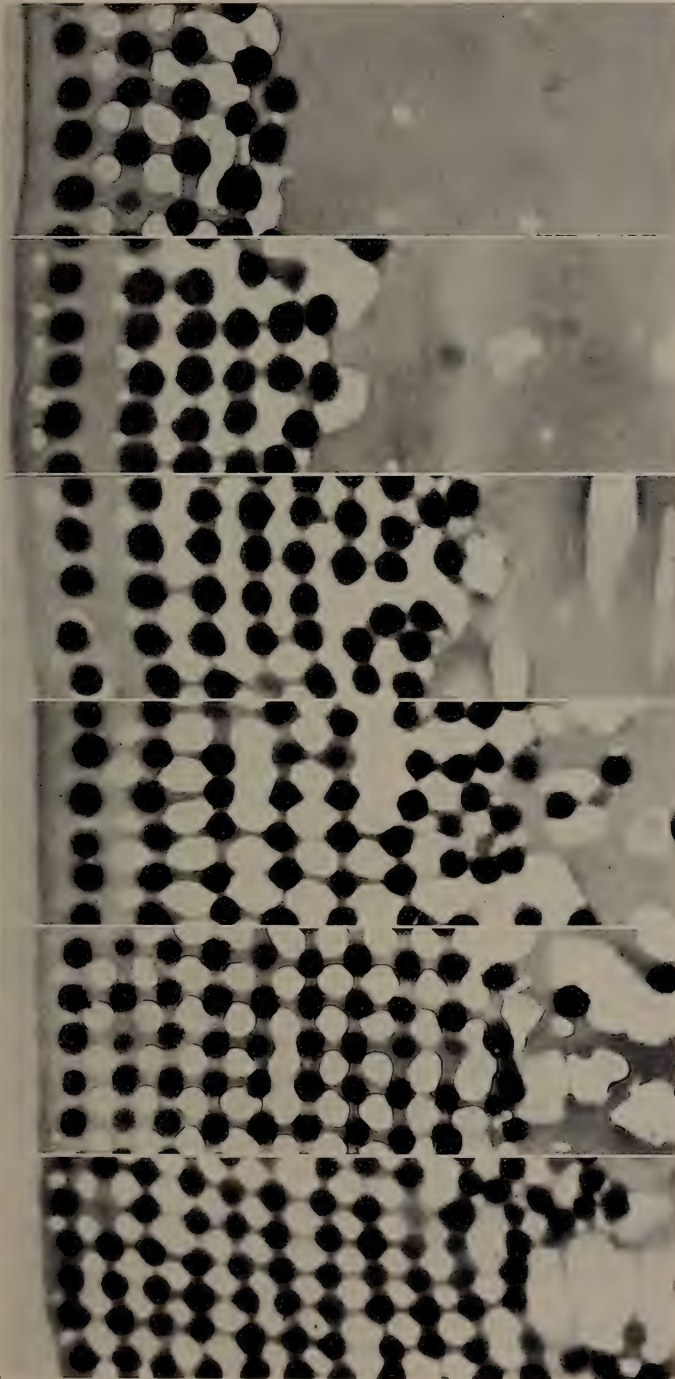


13



14

Tafel VI: Abb. 11, Abb. 12, Abb. 13, Abb. 14



Aussenzone  
(grün-rot)

Randstreifen 2  
(violett)

Randstreifen 1  
(gelb)

Augfeld III  
(rotbraun)

Augfeld II  
(türkis)

Augfeld I  
(dunkelblau)



## Note sur les *Cyclocoelidae* Kossack, 1911

(*Trematoda*)

par

**Georges DUBOIS**

Avec 5 figures dans le texte

L'histoire de la taxinomie des Cyclocoelidés montre que ce groupe homogène de Trématodes a été traité de deux façons bien différentes selon la tendance des morphologistes<sup>1</sup>: les « réunisseurs » ont simplifié les cadres, les abaissant dans l'échelle systématique, avec réduction du nombre des genres et des espèces, comme l'ont fait, à la suite des « classiques », HARRAH (1922), JOYEUX et BAER (1927), puis DUBOIS (1959); les « diviseurs », au contraire, compliquent ces cadres ou les élèvent en les élargissant pour y établir de plus nombreuses subdivisions (tribus, familles ou sous-familles), avec une superfluité de genres, sous-genres ou espèces: ils édifient des constructions taxinomiques d'apparence « modernes », souvent plus rationnelles que pratiques, telles que celles de WITENBERG (1923, 1926), DOLLFUS (1948), BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA (1949) et YAMAGUTI (1958).

Ce dernier auteur maintient dans deux sous-familles (*Cyclocoelinae* et *Typhlocoelinae*) le nombre abusif de 19 genres, dont un nouveau (*Szidatiella*), alors que WITENBERG en admettait 16 (répartis en 7 tribus), DOLLFUS 15 (répartis dans 6 sous-familles) et BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA 9 (pour les deux sous-familles susmentionnées).

YAMAGUTI (*op. cit.*, p. 771) oppose les *Typhlocoelinae* aux *Cyclocoelinae* par la présence ou l'absence de diverticules intesti-

<sup>1</sup> Cf. DUBOIS (1959, pp. 68-71).



naux, sans tenir compte de la forme et des proportions du corps, ni de la position de l'acetabulum vestigial (cf. DUBOIS, *op. cit.*, pp. 110-111, 112). C'est pourquoi il considère le genre *Neivaia* Travassos, 1929 — qui est un Typhlocoelien à habitus très caractérisé, bien qu'il soit dépourvu de ces diverticules<sup>1</sup> — comme synonyme de *Cyclocoelum* Brandes, 1892 (p. 773).

Dans la clé des genres de *Cyclocoelinae*, YAMAGUTI utilise judicieusement la position de l'ovaire par rapport aux testicules (n<sup>os</sup> 1 et 6) pour opérer une première sélection qui lui permet de reconstituer les groupes génériques que les « réunisseurs » identifient aux genres ou sous-genres classiques *Ophthalmophagus* Stossich, 1902 (n<sup>os</sup> 3-5) et *Hyptiasmus* Kossack, 1911 (n<sup>os</sup> 8-10). Mais il fait intervenir ensuite des caractères discriminatifs dont l'emploi est plus discutable, tels que la jonction postérieure des vitellogènes ou la séparation des testicules par l'utérus, ce qui aboutit à un mélange des genres witenbergiens que les taxinomistes simplificateurs font tomber en synonymie soit avec *Cyclocoelum* Brandes, 1892, soit avec *Haematotrephus* Stossich, 1902 (n<sup>os</sup> 11-16). Toujours est-il que cette manière de faire garantit le maintien de presque tous les genres imaginés par WITENBERG, avec leurs espèces en vrac.

Quant à *Szidatiella* (qui, à notre avis, est un *Cyclocoelum* bien caractérisé par la disposition transversale des anses utérines, mais dont le triangle des gonades a le sommet ovarien en arrière), il est annexé au groupe ophthalmophagien (*Ophthalmophagus* — *Promptenovum* — *Bothriogaster* — *Spaniometra* — *Contracoelum*), se distinguant du dernier de ces genres par le fait qu'un testicule seulement est séparé de l'ovaire par des anses utérines.

# I. SOUS-FAMILLE CYCLOCOELINAE STOSSICH, 1902

## *Cyclocoelum (Cyclocoelum) odeningi* sp. n.

Synonyme: *Cyclocoelum capellum* Jaiswal, 1957 nec Khan, 1935; Odening, 1962 (sous réserve)

*Cyclocoelum* sp. Odening, 1964.

Cette espèce indienne a été découverte dans la cavité du corps de *Nettapus coromandelianus* (Gm.) par JAISWAL (1957, p. 66: un

<sup>1</sup> Cf. DUBOIS (*op. cit.*, pp. 74, 109, 112 et fig. 11).

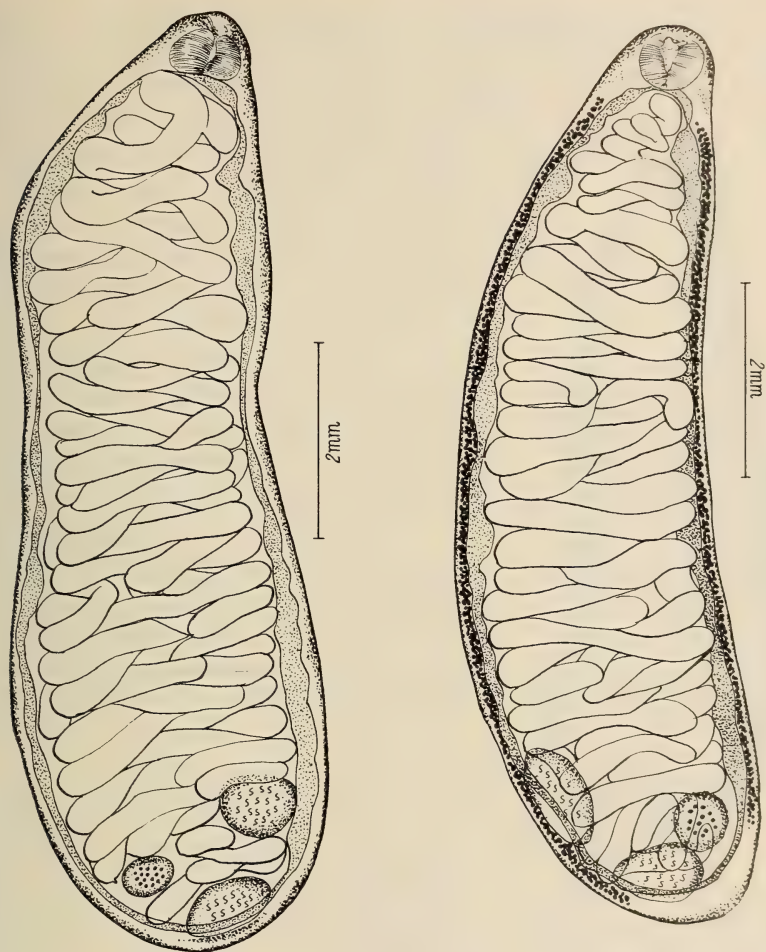


FIG. 1.

*Cyclocoelum (Cyclocoelum) odeningi* n. sp., de *Nettapus coromandelianus* (Gm.)  
[Coll. K. Odening, n° kT 4/39]. Zieger del.

FIG. 2.

*Cyclocoelum (Cyclocoelum) odeningi* n. sp., de *Nettapus coromandelianus* (Gm.)  
[Coll. K. Odening, n° kT 4/37]. Zieger del.

exemplaire), puis retrouvée par ODENING (1962, pp. 403-404: 7 exemplaires; 1964, p. 228: 1 exemplaire) dans les sacs aériens et la cavité du corps de deux *Nettapus* importés de l'Union indienne

(6.V.1960 et 11.II.1964). Elle ne saurait s'identifier avec le *Cyclocoelum capellum* Khan, 1935, que nous avons considéré (1959, pp. 78 et 90) comme un synonyme de *Cyclocoelum obscurum* (Leidy, 1887)

et dont le pharynx est relativement petit ( $275\ \mu$  pour des Vers ayant 17 à 25 mm de longueur). L'espèce nouvelle est caractérisée, au contraire, par un pharynx puissant qui, selon nos mesures sur le matériel d'ODENING, atteint 390-530/530-740  $\mu$  pour des Vers ne mesurant que 9-10,3/2,5-3,2 mm. De plus, l'hôte est un Anatidé, tandis que *C. obscurum* et ses nombreux synonymes sont parasites de Scolopacides presque exclusivement (cf. DUBOIS *loc. cit.*).

Nous considérons le Cyclocoelien de *Nettapus coromandelianus* comme une espèce nouvelle, dédiée au Dr Klaus Odening qui, mettant en doute la détermination de JAISWAL, en a publié trois figures reproduites ici avec son autorisation.

*Diagnose*: jusqu'à 13,6 mm. Pharynx très grand, ellipsoïde (380-550/620-740  $\mu$ ) ou sphérique (530  $\mu$ ). Œufs 120-154/59-75  $\mu$ . Pore génital au niveau du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, paracaecaux, non confluent postérieurement. Parasite de *Nettapus coromandelianus* (Gm.) [Anatidés]. Inde.

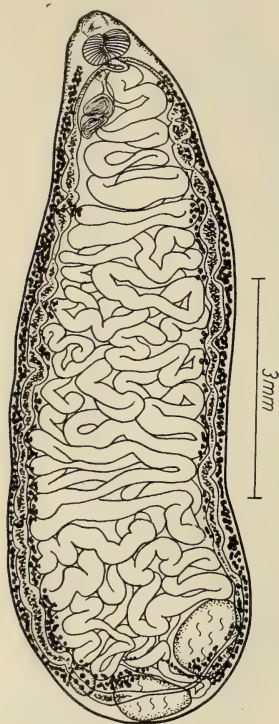


FIG. 3.  
*Cyclocoelum (Cyclocoelum)*  
*odeningi* n. sp., de *Nettapus*  
*coromandelianus* (Gm.)  
[Coll. K. Odening,  
n° kT 4/36]. Zieger del.

	JAISWAL 1957	ODENING 1962 (kT 4/36-41)	Nos mesures sur le matériel d'Odening (kT 4/36, 37, 38, 40)
Longueur	13,6 mm	9-11 mm	9-10,3 mm
Largeur	2,1	2,8-3,5	2,5-3,2
Pharynx	550/710 $\mu$	381-484/630-682 $\mu$	390-530/530-740 $\mu$
Ovaire	330	—	335-400/445-490
Testicules	550-600/570-580	—	490-960/840-1175
Œufs	130/66	132-147/66-73	120-145/60-75



*Cyclocoelum (Cyclocoelum) mutabile* (Zeder, 1800)

Synonymes: *Monostoma mutabile* Zeder, 1800

*Monostomum microstomum* Creplin, 1829

*Cephalogonimus ovatus* Stossich, 1896 nec Rudolphi, 1803

*Cyclocoelum pseudomicrostomum* Harrah, 1922

*Cyclocoelum goliath* Witenberg, 1923

*Cyclocoelum paradoxum* del Pont, 1926

*Cyclocoelum japonicum* Kurisu, 1932

*Cyclocoelum microcotyleum* Noble, 1933

*Cyclocoelum lahillei* Dollfus, 1948.

Le parasite de *Fulica atra* L. que J. K. MACKO (1956, pp. 530-531, fig. 11) redécrit sous le nom de *Cyclocoelum (Cyclocoelum) microstomum* (Creplin, 1829) doit être attribué au *C. (C.) mutabile* (Zeder). Le corps mesure 13-19,8/3,5-6,3 mm, le pharynx 544-846/523-799  $\mu$ , les œufs 99-108/56-68  $\mu$ . Le pore génital est prosthé-pharyngien.

Même remarque au sujet de la mention de ce parasite chez la Foulque par MACKO (1961-62, p. 152).

*Cyclocoelum (Haematotrephus) vanelli* (Rudolphi, 1819)

Synonymes: *Monostoma Vanelli* Rudolphi, 1819

*Monostoma lanceolatum* Wedl, 1858

*Haematotrephus similis* Stossich, 1902

? *Haematotrephus consimilis* Nicoll, 1914

*Haematotrephus adelphus* S. J. Johnston, 1916

*Uvitellina pseudocotylea* Witenberg, 1923

*Uvitellina magniembria* Witenberg, 1923

*Cyclocoelum (Uvitellina) dollfusi* Tseng, 1930

*Uvitellina keri* Yamaguti, 1933

*Uvitellina tageri* Yamaguti, 1933

*Uvitellina macroisophaga* Hannun et Wilson, 1934

*Cyclocoelum obscurum* Houdemer, 1938 nec Leidy, 1887

*Haematotrephus (Uvitellina) vanelli* (Rud.) Dollfus, 1948

*Uvitellina adelpha* (Johnston) Bychov.-Pavlov., 1953

*Cyclocoelum titiri* P. N. Chatterji, 1958

*Haematotrephus (H.) lobivanelli* N. K. Gupta, 1958

*Haematotrephus (Uvitellina) kaniharensis* P. D. Gupta, 1958

*Uvitellina vanelli* (Rud.) Macko, 1959

*Uvitellina indica* Siddiqi et Jairajpuri, 1962.

Dans son « Entozoorum synopsis, ... » (1819, pp. 87 et 350), RUDOLPHI cite parmi les « Species dubiae » un *Monostoma Vanelli*,



de *Tringa vanellus* L., trouvé à la surface des poumons et que BREMSER (1824) recueille à son tour dans la cavité du corps du même hôte<sup>1</sup>. L'espèce est ignorée jusqu'en 1948, quand R.-Ph. DOLLFUS croit la redécouvrir dans un matériel provenant de la cavité thoracique d'un *Vanellus vanellus* (L.) [marché de Dijon (Côte-d'Or), Pierre Paris *leg.*, 15 février 1933]; il en donne un dessin (fig. 3, p. 146) et la mentionne (p. 147) sous le nom de *Haematotrephus* (*Uvitellina*) *vanelli* (Rudolphi, 1819), en l'identifiant avec l'*Uvitellina tageri* que YAMAGUTI (1933, pp. 48-50, fig. 21) décrit comme parasite des sacs aériens du Vanneau. Dans le doute sur son identité, nous avons classé (1959, p. 110) le *Monostoma Vanelli* de RUDOLPHI dans les « Species delineatae ».

Or la redécouverte de ce Cyclocoelien dans l'hôte-type par M<sup>me</sup> BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA (1953, p. 42 et fig. 29), qui le cite sous le nom de *Uvitellina adelpha* (Johnston, 1916)<sup>2</sup>, et par J. K. MACKO (1959, pp. 523-526, fig. 1-5), qui le redécrit sous le nom de *Uvitellina vanelli* (Rudolphi, 1819)<sup>3</sup>, augmente la vraisemblance de cette identité et s'inscrit en faveur d'une réhabilitation. En tout cas, les figures publiées par DOLLFUS, YAMAGUTI, M<sup>me</sup> BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA et MACKO accusent les mêmes caractères spécifiques (fig. 4), à savoir :

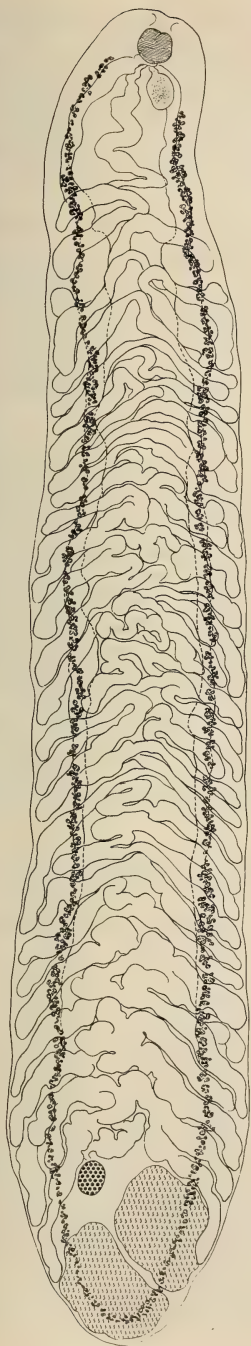
- 1° Pharynx d'assez grandes dimensions (diamètre moyen 330-550  $\mu$  d'après les figures ou les descriptions de ces auteurs);

<sup>1</sup> C. T. VON SIEBOLD (1835, p. 50) écrit dans une note infrapaginale relative à sa description du *Monostomum mutabile* Zed.: « Auch das *Monostomum Vanelli*, welches Bremser in der Bauchhöhle eines *Vanellus cristatus* aufgefunden hat, wird hierher und nicht, wie Rudolphi (Synops. entoz. p. 350) meint, zu *Monost. lineare* gerechnet werden müssen ».

KOSSACK (1911, p. 552) signale l'existence, dans la collection Rudolphi au Musée de Berlin (n° 1326), d'un Cyclocoelien du Vanneau qu'il considère comme un exemplaire original (malheureusement très mal conservé) du *Monostoma Vanelli* Rud.

<sup>2</sup> M<sup>me</sup> BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA (*loc. cit.*) cite encore comme hôte de *Uvitellina adelpha* (Johnston) *Philomachus pugnax* (L.). Elle rappelle (1962, p. 109) que MAMAIEV (1956) avait retrouvé l'espèce chez *Charadrius dubius* Scop., *Ch. hiaticula* L. et *Vanellus vanellus* (L.).

<sup>3</sup> Grâce à l'obligeance du Dr J. K. Macko, nous avons reçu cinq des exemplaires recueillis par cet auteur. Les plus grands (nos 1129 et 5520), légèrement aplatis, mesurent 26-29/4,5-5,9 mm. Les autres (n° 169/62c et 971c) n'ont que 17-21/3-4,3 mm (fig. 4). Le pharynx a comme dimensions 440-550  $\mu$  ou 330-500/435-600  $\mu$ . Le pore génital est opisthopharyngien. Les œufs ont une coque très mince et fragile; ils sont réniformes en vue latérale (fig. 5) et mesurent 170-212/70-110  $\mu$ . La plupart des miracidia sont libres dans l'utérus.



- 2° Etroitesse du champ intercaecal (un tiers à trois cinquièmes de la largeur du corps);
- 3° Contiguïté ou proximité des testicules;
- 4° Vitellogènes toujours confluent postérieurement, à petits follicules longeant le bord externe des branches de l'intestin ou leur face ventrale;
- 5° Anses utérines débordant ces branches dès le tiers antérieur de la longueur du corps et s'infléchissant de plus en plus vers l'arrière, avec tendance à se disposer en chevrons, les dernières enveloppant plus ou moins les gonades, en suivant l'arc intestinal;
- 6° Utérus contenant des miracidia libres, au moins dans sa partie distale;
- 7° Œufs de grandes dimensions (jusqu'à 250/115  $\mu$ ), réniformes en vue latérale, à coque très mince et fragile (fig. 5);
- 8° Pore génital opisthopharyngien.

Ces caractères sont précisément ceux par lesquels nous avons défini (1959, pp. 95-96) le *Monostoma lanceolatum* Wedl, 1858, de *Himantopus h. himantopus* (L.), redécrit sous le nom de *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *lanceolatum* (Wedl, 1858). En appliquant la loi de priorité, on devrait donc considérer cette espèce comme

FIG. 4.

*Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *vanelli* (Rudolphi, 1819), de *Vanellus vanellus* (L.).

[Coll. J. K. Macko, n° 971c, Senné, Slovensko (ČSR).] Longueur 17 mm.

synonyme du *Monostoma Vanelli* Rudolphi, 1819, avec les réserves faites ci-dessus sur l'identité de ce dernier (cf. DUBOIS *op. cit.*, p. 96: Remarque). En effet, le Vanneau héberge aussi, mais accidentellement, *Cyclocoelum* (*Cyclocoelum*) *obscurum* (Leidy, 1887) et *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *tringae* Stossich, 1902, tous deux inféodés

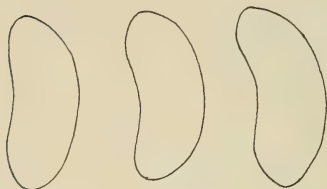


FIG. 5.

Oufs de *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *vanelli* (Rudolphi, 1819), de *Vanellus vanellus* (L.).

[Coll. J. K. Macko, n° 169/62c.] Dimensions: 185/73  $\mu$ , 183/73  $\mu$ , 193/84  $\mu$ .

surtout aux Scolopacidés, tandis que *lanceolatum* (= *vanelli*) est hébergé préférentiellement par des Charadriidés et des Récurvirostridés (cf. DUBOIS *op. cit.*, pp. 90, 97, 122-124, 126-127 pour *obscurum* et *tringae*, pp. 96, 125-126 pour *lanceolatum*). Malgré cette cohabitation, on est en droit d'invoquer les redécouvertes de DOLLFUS, YAMAGUTI, BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA, MAMAIEV<sup>1</sup> et MACKO prouvant la fréquence de *vanelli* chez le Vanneau, pour attribuer à la forme « douteuse » de RUDOLPHI un statut d'espèce étayé par la probabilité et par l'accord des auteurs modernes, avec les nombreux synonymes de *lanceolatum* trouvés essentiellement chez des Charadriidés.

P. D. GUPTA (1958) a décrit sous le nom de *Haematotrephus* (*Uvitellina*) *kaniharensis* un Cyclocoelien parasite de *Tringa nebularia* (Gunn.) [= *Glottis nebularia*]. Malgré la comparaison avec les sept espèces du sous-genre *Uvitellina* Wit., acceptées par DOLLFUS (1948), l'auteur indien crut avoir sous les yeux une espèce nouvelle ! Les figures 1 et 2 de son travail suffisent pour prouver l'identité avec *vanelli* = *lanceolatum*: champ intercaecal égal aux deux tiers de la largeur du Ver; vitellogènes à petits follicules longeant les branches de l'intestin et confluant postérieurement; anses utérines débordant ces dernières dès le tiers antérieur de la longueur du corps (13,4-16,1 mm) et s'infléchissant de plus en plus vers l'arrière, avec tendance à se disposer en chevrons, les dernières enveloppant plus ou moins complètement les gonades. Le pharynx mesure

<sup>1</sup> Voir note 2, page 418.



288-320/355-384  $\mu$ . Le pore génital est opisthopharyngien (« situated at the intestinal bifurcation »); d'après la figure 1, l'arc intestinal antérieur et l'œsophage touchent le pharynx. C'est précisément sur ce prétendu recul de ce dernier organe et sur la situation des vitellogènes en bordure interne de l'arc intestinal postérieur que P. D. GUPTA se fonde pour justifier la création de sa nouvelle espèce! Nous considérons celle-ci comme synonyme de *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *vanelli* (Rud., 1819) = *lanceolatum* (Wedl, 1858).

Le même sort est réservé à *Uvitellina indica* que A. H. SIDDIQI et M. S. JAIRAJPURI (1962) ont décrit comme parasite de *Lobivanellus indicus* (Bodd.). Tous les caractères spécifiques mentionnés plus haut apparaissent dans la figure 1 illustrant la description des auteurs indiens. Les dimensions de *U. indica* tombent toutes dans les limites de la diagnose de *lanceolatum* (cf. DUBOIS 1959, p. 96). D'après SIDDIQI et JAIRAJPURI, *U. indica* possède un pharynx bien développé (249-345  $\mu$  de diamètre) et des œufs à coque mince, mesurant 136-153/50-59  $\mu$ , avec miracidia ocellés. Nous considérons donc cette prétendue espèce nouvelle comme l'une des plus classiques, en l'identifiant avec *C. (H.) vanelli* (Rud.).

Rappelons que *Haematotrephus* (*Haematotrephus*) *lobivanelli* N. K. Gupta, 1958, de *Lobivanellus indicus* (Bodd.), doit aussi être considéré comme synonyme de *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *vanelli* (Rud.) = *lanceolatum* (Wedl) [cf. DUBOIS *op. cit.*, p. 147].

*Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *kossacki* (Witenberg, 1923)

Synonymes: *Corpopyrum kossacki* Witenberg, 1923

*Haematotrephus lanceolatus* Stossich, 1902 nec Wedl, 1858,  
et Bychov.-Pavlov., 1953 (fig. 28), 1962 (fig. 85)

*Haematotrephus lanceolatum* Macko, 1960, puis Macko et  
Feige, 1960 nec Wedl, 1858

*Cyclocoelum nebularium* Khan, 1935.

Nous avons signalé (1959, p. 93) la confusion imputable à STOSSICH (1902) qui attribua son « *Haematotrephus lanceolatus* (Wedl) » au *Monostoma lanceolatum* de WEDL (1858). Cette fausse identification se retrouve dans les travaux de M<sup>me</sup> BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA (1953, p. 42 et fig. 28; 1962, p. 108 et fig. 85), dans celui de MACKO (1960b, pp. 280-285, fig. 1-19) et dans celui de MACKO et FEIGE (1960, pp. 254-265, fig. 1-34). Notre revision



(*op. cit.*, pp. 91-93, 95, 97) énumérait les caractères différentiels des deux espèces et considérait l'*Haematotrephus lanceolatus* de STOSSICH comme identique au *Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki* (Witenberg, 1923) dont les caractéristiques sont:

- 1° Pharynx moyen (200-250  $\mu$ );
- 2° Champ intercaecal large, occupé par des anses utérines infléchies en direction postéro-externe ou retombantes (plusieurs constituant des boucles descendantes, et les dernières enveloppant plus ou moins les gonades);
- 3° Vitellogènes marginaux, bien développés;
- 4° Pore génital opistho- (ou méso-) pharyngien;
- 5° Œufs à coque épaisse (120-130/67-87  $\mu$ ), n'éclosant pas dans l'utérus.

L'« *Haematotrephus lanceolatum* (Wedl, 1858) Stoss., 1902 », décrit par MACKO (*op. cit.*), présente tous ces caractères et s'identifie donc avec *Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki* (Witenberg). Il provient de *Numenius phaeopus* L. et de *Philomachus pugnax* (L.) [Slovaquie].

L'« *Haematotrephus lanceolatum* (Wedl, 1858) », décrit par MACKO et FEIGE (*op. cit.*) d'après vingt-quatre lots provenant tous de *Philomachus pugnax* (L.) [Slovaquie], s'identifie également avec *Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki* (Witenberg). Il faut remarquer pourtant que le pharynx, relativement petit (fig. 33-34), peut atteindre les dimensions de 368/272  $\mu$  chez de très grands individus ayant jusqu'à 16,5 mm (cf. *op. cit.*, p. 257). Les œufs ne mesurent que 122-149/40-68  $\mu$  (en vie: 151/81  $\mu$ ), tandis qu'ils atteignent 120-253/43-115  $\mu$  chez le vrai *lanceolatum* (cf. WEDL: 216  $\mu$ ; DUBOIS 1959, tableau II, p. 80).

*Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki* est essentiellement parasite de Scolopacides (*Tringa*, *Erolia*, *Numenius*, *Philomachus*).

## II. SOUS-FAMILLE TYPHLOCOELINAE HARRAH, 1922

MACKO et BUŠA (1960) ont publié une « Revision de la systématique des Typhlocoelidae », dans laquelle ils ne maintiennent

que le seul genre *Typhlocoelum* Stossich, 1902 et une seule espèce, *T. cucumerinum* (Rudolphi, 1809). Mais cette dernière, sur la base d'un examen de soixante-six spécimens recueillis en Slovaquie, est divisée en trois sous-espèces:

- 1° *T. cucumerinum cucumerinum* (Rud.) d'Anatidés du genre *Aythya*;
- 2° *T. cucumerinum americanum* (Manter et Williams, 1928) d'*Anas querquedula* L. et d'*A. crecca* L.;
- 3° *T. cucumerinum cymbium* (Diesing, 1850) d'*Anas platyrhynchos* dom., *A. platyrhynchos* L. et *A. acuta* L.

On ne saurait souscrire à cette conception, et pour plusieurs raisons. Tout d'abord, *T. cymbium* (Dies.), qui est le type du genre *Neivaia* Travassos, 1929, est une espèce brésilienne, bien caractérisée par l'absence de diverticules intestinaux (cf. DUBOIS 1959, pp. 74, 109 et 139) et dont la détermination des hôtes reste incertaine ou imprécise (*ibid.*, p. 139). On ne peut donc pas attribuer à *cymbium* des parasites d'Anatidés européens, comme l'ont fait MACKO et BUŠA (*op. cit.*, p. 33 et fig. 1-12, puis 1<sup>re</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> colonnes de mesures et caractéristiques du tableau 2, p. 24).

Notre deuxième raison s'oppose à ce que *Typhlocoelum americanum* Manter et Williams, 1928 soit considéré comme distinct de *cucumerinum* (Rud.). Le seul exemplaire servant de base à la description des auteurs américains ne mesure que 6 mm de longueur (c'est-à-dire la moitié de la taille adulte maximum; cf. DUBOIS 1959, p. 86, tableau V). Il n'est donc pas étonnant que les testicules soient moins ramifiés que chez les spécimens de grandes dimensions<sup>1</sup>. De plus, *T. cucumerinum* (Rud.) a été trouvé dans la même localité (Lincoln, Nebraska) [MANTER et WILLIAMS *op. cit.*, p. 90 et fig. 1]. Il est donc arbitraire de rapporter à *T. americanum* les parasites européens qui ont les testicules à peine ou peu lobés (cf. MACKO et BUŠA *op. cit.*, p. 33 et fig. 13-17).

Une troisième raison est basée sur la distinction qu'on doit établir entre *T. cucumerinum* et *T. sisowi* (Skrjabin, 1913): le premier ayant des testicules généralement très ramifiés et même

<sup>1</sup> MANTER et WILLIAMS écrivaient (*op. cit.*, p. 91): « The testes are much less lobed than in *T. cucumerinum*. They appear to be roughly bilobed, but more material should be examined to determine their exact nature. »

disloqués en masses testiculaires (cf. Macko et Buša *op. cit.*, fig. 18-20, puis 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> colonnes de mesures et caractéristiques du tableau 2, p. 25); le second (*sisowi*) ayant des testicules arrondis à ovales chez les formes jeunes: 3,9 à 10 mm. (*ibid.*, fig. 1-12, puis 1<sup>re</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> colonnes du même tableau, p. 24), plus ou moins allongés ou lobés mais jamais ramifiés chez les formes plus grandes: 11,6-14,9 mm (*ibid.*, fig. 13-17, puis 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> colonnes, pp. 24-25). Cette tendance à la lobulation des testicules en fonction de l'âge ou de la croissance est fréquente chez les Trématodes: M<sup>me</sup> BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA (1949, p. 32, fig. 14a) l'a observée pour *T. cucumerinum*. Ainsi, les cinq premières colonnes de mesures du tableau 2 et les figures 1 à 17 de MACKO et BUŠA se rapportent à *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin).

En ce qui concerne les hôtes de ces deux dernières espèces, il faut relever la fréquence de *T. sisowi* dans le genre *Anas* et la dispersion de *T. cucumerinum* chez les divers Anatidés, avec prédilection pour le genre *Nyroca* (cf. DUBOIS 1959, pp. 134-138). Ces faits apparaissent nettement dans les conclusions du travail de MACKO et BUŠA (p. 33), si on les interprète dans le sens que nous venons d'indiquer.

Pour les raisons évoquées ci-dessus, nous identifions le « *Typhlocoelum cucumerinum americanum* (Manter et Williams, 1928) », cité par MACKO (1960a, pp. 87-88 et fig. 2-3; 1961, pp. 269-270) comme parasite d'*Anas crecca* L. et d'*Anas querquedula* L., avec *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin, 1913). La figure 1 du premier de ces travaux se rapporte encore à *sisowi* d'*Anas* (et non pas à *cymbium*), tandis que la figure 4 est très caractéristique de *cucumerinum* d'*Aythya*.

Même remarque au sujet du récent travail de MACKO (1961-62): les mentions de *Typhlocoelum cucumerinum americanum* (pp. 137, 141 et 151) et les figures 44 et 45 se rapportent à *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin).

## RÉSUMÉ

Le *Cyclocoelum capellum* Jaiswal, 1957 nec Khan, 1935, retrouvé dans l'hôte-type, *Nettapus coromandelianus* (Gm.) par ODENING (1962), est considéré comme espèce nouvelle sous le nom de *Cyclocoelum (Cyclocoelum) odeningi* n. sp.

Le statut d'espèce du *Monostoma Vanelli* Rudolphi, 1819 est validé sous le nom de *Cyclocoelum (Haematotrephus) vanelli* (Rud.), avec *Monostoma lanceolatum* Wedl, 1858 en tête d'une liste de synonymes (p. 417), dont les plus récents sont: *Cyclocoelum titiri* P. N. Chatterji, 1958; *Haematotrephus (H.) lobivanelli* N. K. Gupta, 1958; *Haematotrephus (Uvitellina) kaniharensis* P. D. Gupta, 1958; *Uvitellina indica* Siddiqi et Jairajpuri, 1962.

L'*Haematotrephus lanceolatum* de MACKO (1960) et de MACKO et FEIGE (1960) nec Weld, 1858 est considéré comme synonyme de *Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki* (Witenberg, 1923).

Le *Typhlocoelum cucumerinum americanum* de MACKO (1960, 1961-62) nec Manter et Williams, 1928, parasite d'*Anas* [Slovaquie], s'identifie avec *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin).

#### BIBLIOGRAPHIE

- BYCHOVSKAJA-PAVLOVSKAJA, I. E. 1949. [Variation of morphological characters and its importance in the classification of trematodes of the family Cyclocoelidae.] Mag. Parasit. Moscow 11: 9-60.
- 1953. [La faune des trématodes d'oiseaux de la Sibérie occidentale et sa dynamique.] Recueil Parasit. Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S. 15: 5-116.
- 1962. [Trématodes des oiseaux de l'U.R.S.S.] Akad. Sci. U.R.S.S., 407 pp., Moscou-Leningrad.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1948. Sur deux Monostomes (Cyclocoelidae) pourvus d'une ventouse ventrale. Observations sur la classification des Cyclocoeloidea Albert Henry 1923, liste de leurs hôtes, répartition géographique. Ann. Parasitol Paris 23: 129-199.
- DUBOIS, G. 1959. Revision des Cyclocoelidae Kossack 1911 (Trematoda). Rev. suisse Zool. 66: 67-147.
- GUPTA, N. K. 1958. On a new Trematode of the genus *Haematotrephus* Stossich, 1902 from the air sac of *Lobivanellus indicus* (Boddaert) in India. Res. Bull. Panjab Univ., Zool. n° 144: 107-111.
- GUPTA, P. D. 1958. On *Haematotrephus (Uvitellina) kaniharensis* n. sp. (Trematoda: Cyclocoelidae Kossack, 1911) from Allahabad. Ind. J. Helm. 10: 1-5.
- HARRAH, E. C. 1922. North American Monostomes. Illinois. Biol. Monogr. 7: 219-328.



- JAISWAL, G. P. 1957. *Studies on the Trematode parasites of fishes and birds found in Hyderabad State. Part IV.* Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 85: 52-72.
- JOYEUX, Ch. et J.-G. BAER. 1927. *Note sur les Cyclocoelidae (Trématodes)*. Bull. Soc. zool. de France 52: 416-434.
- KOSSACK, W. 1911. *Über Monostomiden.* Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 31: 491-590.
- MACKO, J. K. 1956. [Über die Trematodenfauna von Wasserhühnen (*Fulica atra* L.).] *Biologická*, Bratislava 11: 530-540.
- 1959. [Die Plattwürmer des Kiebitzes (*Vanellus vanellus* L.) in der Ostslowakei.] *Ibid.* 14: 523-530.
- 1960a. [Zum Vorkommen von Plattwürmern bei der Krickente *Anas crecca* L.] *Ibid.* 15: 87-93.
- 1960b. *Beitrag zur Variabilität von Haematotrephus lanceolatum (Wedl, 1858) aus Numenius phaeopus L.* *Helminthologia*, Bratislava 2: 280-285.
- 1961. [Plathelminthen der Ente *Anas querquedula* L.] *Českoslov. Parasitol.* 8: 269-282.
- 1961-62. [Plathelminthen und ihre Erforschung bei den am häufigsten vorkommenden freilebenden Vögeln in der Ostslowakei.] *Sborník Vychodslov. Múz. v Košiciach II-III A*: 129-154.
- MACKO, J. K. und V. BUŠA. 1960. *Revision der Systematik der Typhlocoeliden.* *Helminthologia*, Bratislava 2: 21-34.
- und R. FEIGE. 1960. *Zur Revision einiger Cyclocoelidengattungen und -arten auf Grund der Variabilität von Haematotrephus lanceolatum (Wedl, 1858).* *Helminthologia*, Bratislava 2: 254-265.
- MANTER, H. W. and O. L. WILLIAMS. 1928. *Some Monostomes from North American Birds.* *Trans. Amer. micr. Soc.* Menasha 47: 90-93.
- ODENING, K. 1962. *Trematoden aus Indischen Vögeln des Berliner Tierparks.* *Z. Parasitenk.* Berlin 21: 381-425.
- 1964. *Zur Trematodenfauna von Nettapus c. coromandelianus in Indien.* *Angewandte Parasitol.* Jena 5: 228-241.
- RUDOLPHI, C. A. 1819. *Entozoorum synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi.* x+811 pp., Berolini.
- SIDDIQI, A. H. and M. S. JAIRAJPURI. 1962. *Uvitellina indica n. sp. (Trematoda: Cyclocoeliidae) from a Redwattled Lapwing, Lobivanellus indicus (Boddaert).* *Z. Parasitenk.* Berlin 21: 212-214.
- SIEBOLD, C. T. von. 1835. *Helminthologische Beiträge.* *Archiv. f. Naturgesch.* Berlin 1: 45-84.
- STOSSICH, M. 1902. *Il Monostomum mutabile Zeder e le sue forme affini.* *Boll. Soc. Adriat. Sci. nat. Trieste* 21: 1-40.

- WEDL, C. 1858. *Anatomische Beobachtungen über Trematoden*. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Cl. 26: 241-278.
- WITENBERG, G. 1923. *The Trematode of the family Cyclocoeliidae and a new principle of their systematic*. Helminthofauna Rossica. Helminthol. Div. Inst. Exper. Veter. Med. Moscow, 61 pp.
- 1926. *Die Trematoden der Familie Cyclocoelidae Kossack 1911. Beitrag zur Kenntnis der Helminthenfauna Russlands*. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 52: 103-186.
- YAMAGUTI, S. 1958. *Systema Helminthum. Volume I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates*. xi+1575 pp., New York-London.
-



**Contribution**  
à l'étude de la Diapause embryonnaire  
et de l'Embryogenèse  
de *Zeiraphera griseana* Hübner  
(= *Z. diniana* Guénée) (*Lepidoptera: Tortricidae*)<sup>1</sup>

par

**Denis BASSAND**

Avec 63 figures dans le texte

TABLE DES MATIÈRES

1. AVANT-PROPOS . . . . .	431
2. EXIGENCES THERMIQUES ET HYGROMÉTRIQUES DES ŒUFS DURANT L'EMBRYOGENÈSE . . . . .	436
2.1. Généralités . . . . .	436
2.2. Description de l'expérience . . . . .	437
2.3. Résultats . . . . .	437
3. ACTION DES BASSES TEMPÉRATURES SUR L'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE . . . . .	442
3.1. Généralités . . . . .	442
3.2. Méthodes . . . . .	445

<sup>1</sup> Publication n° 19 du groupe de travail pour l'étude de la dynamique des populations de la Tordeuse grise du mélèze. Direction: Prof. Dr P. Bovey, Institut d'Entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, Zurich.



3.2.1.	Obtention des œufs . . . . .	445
3.2.2.	Conditions d'incubation . . . . .	445
3.2.3.	Elevage des individus issus d'œufs réactivés . .	445
3.3.	Essai d'incubation à température constante . . . . .	446
3.4.	Conditions d'élimination de la diapause . . . . .	448
3.4.1.	Action de la température et de la durée de l'incubation réactivante . . . . .	448
3.4.2.	Action de la durée de l'incubation initiale . . .	451
3.4.3.	Action de la température de l'incubation initiale	452
3.5.	Action des techniques de réactivation sur la vitalité post-embryonnaire . . . . .	457
3.5.1.	Action de la température et de la durée de l'incubation réactivante . . . . .	462
3.5.2.	Action de la température de l'incubation initiale	462
3.6.	Conclusions . . . . .	464
4.	ETUDE DE L'EMBRYOGENÈSE DE <i>Zeiraphera griseana</i> . . .	467
4.1.	Généralités . . . . .	467
4.2.	Technique microscopique . . . . .	468
4.2.1.	Fixation . . . . .	468
4.2.2.	Inclusion . . . . .	468
4.2.3.	Orientation des œufs . . . . .	469
4.2.4.	Coloration des œufs . . . . .	469
4.2.5.	Préparations totales . . . . .	469
4.3.	Morphologie de l'œuf . . . . .	470
4.4.	Développement embryonnaire . . . . .	471
4.4.1.	L'œuf au moment de la ponte . . . . .	471
4.4.2.	La segmentation . . . . .	472
4.4.3.	Formation de l'embryon et de ses enveloppes . .	472
4.4.4.	Métamérisation et gastrulation . . . . .	477
4.4.5.	Le stade de diapause . . . . .	479
4.4.6.	Evolution de l'embryon durant la période de réactivation par le <sup>∞</sup> froid . . . . .	482
4.4.7.	La reprise du développement après la réactivation	482
4.4.8.	La blastocinèse . . . . .	497
4.5.	L'activité mitotique . . . . .	499

DIAPAUSE ET EMBRYOGENÈSE DE ZEIRAPHERA GRISEANA	431
4.6. Discussion et conclusion . . . . .	502
4.6.1. Comparaison avec les Lépidoptères (à l'exception des Tortricides) . . . . .	502
4.6.2. Comparaison avec les Tortricides . . . . .	504
4.6.3. Stade de diapause . . . . .	504
4.6.4. L'activité mitotique . . . . .	506
5. LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE . . . . .	507
5.1. Généralités . . . . .	507
5.2. Méthodes . . . . .	507
5.3. Les échanges gazeux durant la prédiapause et la diapause	510
5.4. Les échanges gazeux au cours de la post-diapause . . .	514
5.5. Le quotient respiratoire . . . . .	516
5.6. Action du cyanure de potassium sur la respiration des œufs . . . . .	518
6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION . . . . .	523
6.1. La prédiapause . . . . .	524
6.2. La diapause . . . . .	525
6.3. La post-diapause . . . . .	526
6.4. Le développement post-embryonnaire . . . . .	527
6.5. Aspects écologiques de la diapause de <i>Zeiraphera griseana</i>	527
7. RÉSUMÉ . . . . .	530
ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	531
SUMMARY . . . . .	532
8. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES . . . . .	534

## 1. AVANT-PROPOS

La Tordeuse grise du mélèze (*Zeiraphera griseana* Hübner = *Z. diniana* Guénée) est un des plus importants ravageurs primaires de la forêt suisse. A intervalles réguliers, et durant trois années consécutives, ses chenilles ravagent, dans les cantons des Grisons,

du Tessin et du Valais, les mélézins situés à une altitude supérieure à 1300-1400 m. Leurs dégâts spectaculaires, qui se manifestent également dans diverses vallées alpines de France, d'Italie et d'Autriche, s'y traduisent en juillet-août par un brunissement des peuplements déterminant une perte de croissance du bois de l'ordre de 30 % par année de dégâts et par une diminution de la production des graines, préjudiciable au rajeunissement naturel du mélèze. D'autre part, ces ravages ne sont pas sans incidences esthétiques dans les vallées essentiellement touristiques où ils se manifestent.

En 1948, les autorités communales de l'Engadine sollicitèrent le Service forestier cantonal pour que l'on reprenne, en vue de la mise au point de mesures efficaces de lutte, l'étude biologique et écologique de cet important ravageur, qui n'avait été jusqu'alors qu'effleurée par quelques chercheurs isolés.

Cette initiative est à l'origine de la constitution, en 1949, d'un groupe de travail placé sous l'égide de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale et dont la direction, confiée au Professeur Dr O. Schneider-Orelli, fut reprise en octobre 1950 par le Professeur Dr P. Bovey.

Commencées sur des bases modestes, ces recherches ont pu être progressivement développées avec le généreux appui de divers Fonds et de l'Ecole polytechnique fédérale et grâce à l'installation à Zuoz d'une Station d'écologie alpine.

Une équipe de chercheurs, secondée de techniciens, de laborants et d'aides temporaires, s'efforce de résoudre cet important problème en approfondissant nos connaissances dans les domaines suivants: Dynamique des populations, biologie, écologie, physiologie et pathologie.

De nombreuses publications marquent les étapes de ces recherches:

Kaelin et Auer, 1954; Martignoni, 1954 et 1957; Martignoni et Auer, 1957; Baltensweiler, 1955, 1958, 1961, 1962 et 1964; Baltensweiler et Moreau, 1957; Maksymov, 1955 et 1959; Maksymov et Auer, 1955; Bovey, 1956, 1957 et 1958; Bovey et Maksymov, 1959; Gerig, 1960; Auer, 1961; Benz, 1962.

Il ne peut être question de résumer ici l'ensemble de ces travaux. Néanmoins, pour la compréhension du présent travail, il nous

paraît nécessaire de situer le problème en donnant un rapide aperçu de l'évolution dynamique et de la biologie de la Tordeuse grise du mélèze.

Dans l'ensemble de sa vaste aire de répartition, qui s'étend sur toute la partie nord de la zone paléarctique, d'Angleterre jusqu'en Sibérie et au Japon, et sur toute la région alpine et celle des montagnes d'Europe centrale, *Zeiraphera griseana* se fragmente en plusieurs biotypes dont la différenciation repose principalement sur le choix de la plante-hôte et sur l'aspect des chenilles du cinquième et dernier stade.

Dans les peuplements d'altitude des Alpes, on rencontre deux formes principales, l'une à chenilles ( $L_5$ ) noires avec tête noire qui évolue sur le mélèze, l'autre à chenilles ( $L_5$ ) claires avec tête jaune, inféodée aux pins, principalement à l'arolle (*Pinus cembra*). Elles ont été désignées sous les noms de « Forme du mélèze » et « Forme de l'arolle ».

Dans les montagnes d'Europe centrale, une forme morphologiquement semblable à cette dernière est inféodée à l'épicéa et au pin de montagne (BOVEY et MAKSYMOW, 1959).

Le présent travail se rapporte exclusivement à la forme du mélèze.

Bien qu'apparemment répandue dans la plus grande partie de l'aire actuelle du mélèze, cette forme n'est réellement nuisible que dans une zone limitée de cette aire, à savoir les peuplements d'altitude.

Son évolution dynamique y est soumise à des fluctuations numériques cycliques, qui évoluent selon un rythme de 8 à 10 ans. Dans certaines vallées alpines correspondant à l'optimum de l'insecte, cette périodicité, légèrement influencée par les conditions climatiques, s'y déroule avec une régularité assez remarquable.

A partir d'un pessimum caractérisé par une très faible densité moyenne, correspondant pour la dernière gradation en Engadine (1949) à 134 chenilles pour une masse échantillonnée de 7,5 kg de rameaux feuillés de 1.000 mélèzes, la population s'accroît d'année en année durant une phase de progression qui dure en moyenne 5 ans. La culmination de la gradation est atteinte avec une densité moyenne correspondante de 2.500.000 chenilles (1954). Il en résulte une défoliation complète des arbres et le brunissement spectaculaire de vastes étendues de forêts conduisant à une rupture de la grada-



tion, qui amorce la phase de régression, d'une durée de 3 à 4 ans. La population retrouve alors à peu près son niveau de départ (AUER, 1961). Cette rupture est principalement le résultat de la concurrence intraspécifique, à laquelle s'ajoute, dans certaines régions (Engadine), une maladie à virus du type granulose (MARTIGNONI, 1954 et 1957; BENZ, 1962). Le parasitisme, faible durant la phase de progression, intervient surtout durant la phase de régression qu'il contribue à prolonger (BALTENSWEILER, 1958). Il n'y a pas de période de latence; à la fin de la régression fait immédiatement suite le début de la progression de la nouvelle gradation (AUER, 1961).

Le présent travail a été réalisé au cours de la phase de progression de la gradation et plus précisément au cours des années 1960 à 1962 qui précèdent le point de culmination (1963 à 1964).

Il pourrait être intéressant de poursuivre l'étude de la diapause embryonnaire de *Zeiraphera griseana* durant la phase de régression et le début de la prochaine phase de progression, afin de savoir si le phénomène « diapause » ne manifeste pas, chez la Tordeuse du mélèze, certaines variations d'ordre écologique ou physiologique en relation avec l'évolution dynamique de cette espèce.

Issues d'œufs qui ont hiverné, les jeunes chenilles éclosent dès mi-avril à mi-mai, suivant l'altitude, à un moment où les aiguilles des rameaux courts du mélèze mesurent 5-7 mm. Pénétrant par le sommet dans l'un de ces derniers, la chenille rassemble au moyen de fils soyeux, en un fuseau caractéristique, les aiguilles centrales qu'elle dévore en partie, puis passe successivement dans une deuxième, puis une troisième pousse. A partir du quatrième stade, dévorant l'extrémité des aiguilles de son fuseau, elle se confectionne un entonnoir à partir duquel elle ronge les aiguilles voisines. Les chenilles quittent enfin cet entonnoir au dernier stade et vivent isolées ou groupées dans de lâches toiles, le long des rameaux qu'elles dépouillent de leurs aiguilles. Parvenues à leur complet développement, au bout d'un mois à un mois et demi, les chenilles se laissent tomber à terre à l'aide d'un fil de soie pour se nymphoser à faible profondeur sous la couverture morte, dans un léger cocon. Les chrysalides donnent naissance, en un mois, à des papillons gris, de moeurs crépusculaires, dont le vol s'échelonne, en altitude, de fin juillet à fin septembre, les adultes vivant environ 35 jours. Après accouplement, les femelles pondent en moyenne 150 œufs,

isolés ou groupés, sous les lichens qui recouvrent les rameaux du mélèze, de préférence sous ceux de l'espèce *Parmelia aspidota* Ach.

Ces œufs hivernent et éclosent au printemps suivant, après une incubation en plein air d'environ huit mois et demi (MAKSYMOW, 1959). Ainsi le 70% de la durée du cycle évolutif de *Zeiraphera griseana* se passe à l'état d'œufs.

On sait, en outre, que les œufs, pondus en juillet-août, se développent jusqu'au stade de la bandelette germinative, et qu'à ce moment-là, le développement embryonnaire s'arrête, alors que, semble-t-il, les conditions ambiantes sont tout à fait propices à une embryogenèse ininterrompue. Enfin, les œufs sont susceptibles de reprendre leur développement à fin février déjà, si, dès le mois d'octobre, ils ont été incubés au froid de 0° à + 2° C (MAKSYMOW, 1959). Tout indique donc que l'arrêt de développement caractéristique des œufs de *Zeiraphera griseana* constitue, selon la terminologie de STEINBERG et KAMENSKY (1936), un exemple typique de diapause obligatoire tel qu'on en rencontre seulement chez les espèces univoltines. Ces quelques faits étaient jusqu'ici tout ce que l'on savait sur les modalités de l'hibernation de la Tordeuse du mélèze.

Le présent travail a pour but de combler les lacunes de nos connaissances à ce sujet, en précisant par des essais en laboratoire quelles sont, d'une part, les exigences thermiques et hygrométriques du développement avant et après la diapause et, d'autre part, les conditions d'élimination de la diapause. En outre, l'examen histologique et cytologique des œufs durant toutes les phases de leur évolution doit permettre de déterminer les caractères morphologiques propres à ces phases et de définir le ou les stades pendant lesquels l'embryon est en diapause. Enfin, l'étude de l'activité respiratoire des œufs doit donner des renseignements sur la physiologie de ceux-ci au cours de leurs périodes d'activité et de diapause.

Sur le plan pratique, un résultat positif quant à l'élimination de la diapause devrait permettre de raccourcir, en laboratoire, le cycle de la Tordeuse et par là-même d'accélérer d'autant certaines recherches sur cet insecte.

Sur le plan théorique, une meilleure connaissance des faits du développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana* apparaît susceptible de faciliter la compréhension de l'évolution dynamique de cette espèce, tout en contribuant à l'approfondissement des connaissances sur le phénomène de la diapause en général et plus

particulièrement de la diapause embryonnaire des espèces univoltines, fort peu étudiée jusqu'ici.

Cette étude a été réalisée dans les laboratoires de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale à Zurich, la récolte du matériel ayant nécessité trois séjours d'un mois à la Station d'écologie alpine de Zuoz. Le sujet en a été proposé par M. le Professeur Dr P. Bovey, à qui va notre profonde reconnaissance pour la bienveillante compréhension dont il a fait preuve à l'égard de nos recherches et pour l'intérêt qu'il a pris à les guider.

Nos remerciements sincères vont également à ses collaborateurs du groupe d'étude de la dynamique des populations de la Tordeuse du mélèze dont les conseils éclairés et les encouragements amicaux ont grandement facilité l'élaboration du présent travail.

## 2. EXIGENCES THERMIQUES ET HYGROMÉTRIQUES DES ŒUFS DURANT L'EMBRYOGENÈSE

### 2.1. Généralités

La connaissance des exigences thermiques et hygrométriques des œufs de Tordeuse au cours de leurs phases actives (prédiapause et post-diapause) constitue évidemment la base de toute recherche écologique ou physiologique sur la diapause embryonnaire de *Zeiraphera griseana*.

Pour des raisons pratiques, cette étude sera faite seulement avec des œufs en post-diapause, prêts à reprendre leur développement à la suite d'une incubation de 170 jours à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , selon une technique décrite au chapitre 3. On admettra jusqu'à nouvel avis que les œufs en prédiapause ont des exigences thermiques et hygrométriques identiques à celles des œufs en post-diapause. Les points suivants sont à déterminer:

- a) L'optimum de développement, c'est-à-dire les conditions thermiques et hygrométriques pour lesquelles le taux d'éclosions et la vitesse de développement embryonnaire sont les plus élevés possible.
- b) Le seuil thermique de développement.

- c) Le point léthal supérieur, c'est-à-dire la température à partir de laquelle le taux d'éclosions est nul et la mortalité totale.

## 2.2. Description de l'expérience

Des lots d'environ 20 œufs sont constitués et disposés dans de petits tubes en verre fermés avec de l'ouate. Chaque lot est soumis à une température et à une humidité relative déterminée. Un thermostat à gradient fournit les températures suivantes: 1,6°, 4,9°, 11,4°, 16,0°, 20,7°, 23,6°, 25,8° et 30,2° C. Pour chaque température, 7 lots d'œufs sont incubés à une humidité relative différente. La méthode utilisée à cet effet consiste à suspendre le petit tube de verre contenant les œufs au bout d'un fil dans un flacon en verre de 150 ml fermé d'un bouchon de liège. L'humidité relative exigée est fournie par une solution saturée d'un sel déterminé (Tableau I) remplissant le fond du flacon.

Le nombre d'éclosions et le délai d'éclosion sont enregistrés. La première valeur permet d'établir le pourcentage d'éclosions de chaque lot, la seconde de calculer la vitesse de développement (valeur inverse du délai d'éclosion multipliée par 100). En outre, il s'est avéré après l'expérience que, pour chaque température, les lots d'œufs soumis aux humidités relatives de 0%, 11-15% et 32-35% se comportaient à peu près de la même façon, si bien que, pour plus de clarté, les résultats obtenus pour chacune de ces humidités ont été groupés. Le même procédé a été appliqué aux lots soumis aux humidités relatives de 52-60%, 75-76% et 88-94%, de telle sorte que les données fournies par l'expérience se répartissent en 3 zones d'humidité relative: 0 à 35%, 52 à 94% et 98 à 99%.

## 2.3. Résultats

Le tableau II et les figures 1, 2, 3 et 4 rendent compte des résultats obtenus. On peut en tirer les conclusions suivantes:

- a) Quel que soit le degré hygrométrique ambiant, la vitesse de développement croît avec la température. Pour des humidités relatives de 52 à 94%, la relation entre température et vitesse de développement affecte la forme d'une courbe en S (Fig. 2).



TABLEAU I  
Sels en solutions aqueuses saturées destinés à la production  
de différentes humidités relatives

Tempé- rature en ° C	Humidité relative en %					
	0	11-15	32-35	52-60	75-76	88-94
1,6	CaCl <sub>2</sub> anhydre	LiCl · H <sub>2</sub> O	MgCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	Mg (NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	NaCl	KCl
4,9	»	»	»	»	»	ZnSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O
11,4	»	»	»	»	»	KCl
16,0	»	»	»	»	»	Tartrate de Na
20,7	»	»	»	»	»	KNO <sub>3</sub>
23,6	»	»	»	»	»	»
25,8	»	»	»	»	»	»
30,2	»	»	»	»	»	»
						K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>
						»
						»
						»
						»
						»
						K <sub>2</sub> Cr <sub>2</sub> O <sub>7</sub>
						»
						»

(D'après WINSTON, P. W. and BATES, D. H. (1960).)

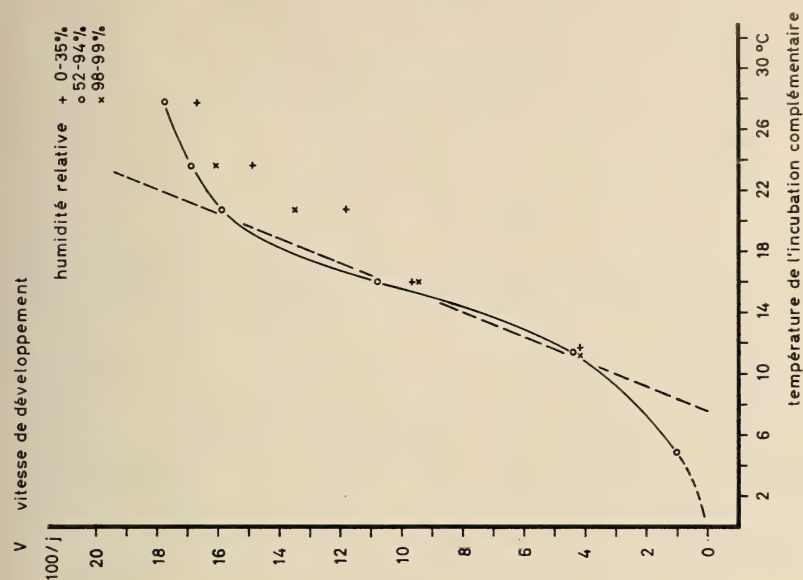


FIG. 2.

Vitesse de développement des œufs en fonction de la température de l'incubation.

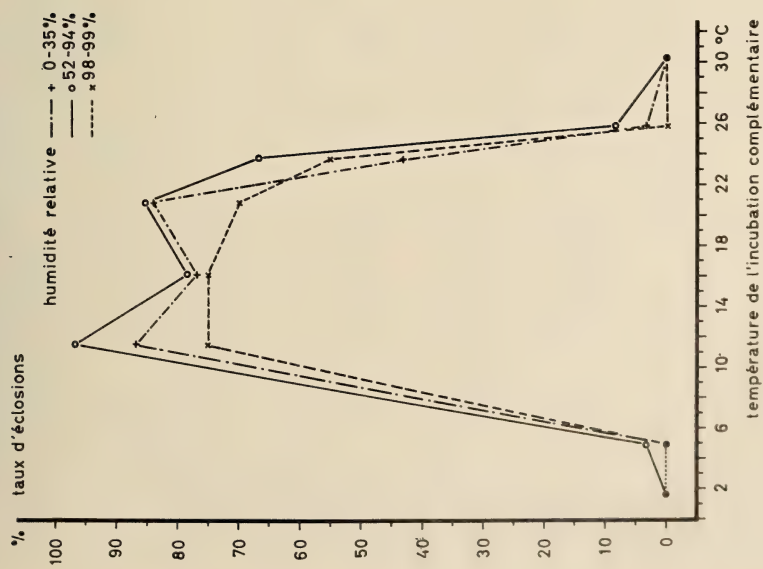


FIG. 1.

Pourcentages d'éclosions des œufs en fonction de la température de l'incubation.

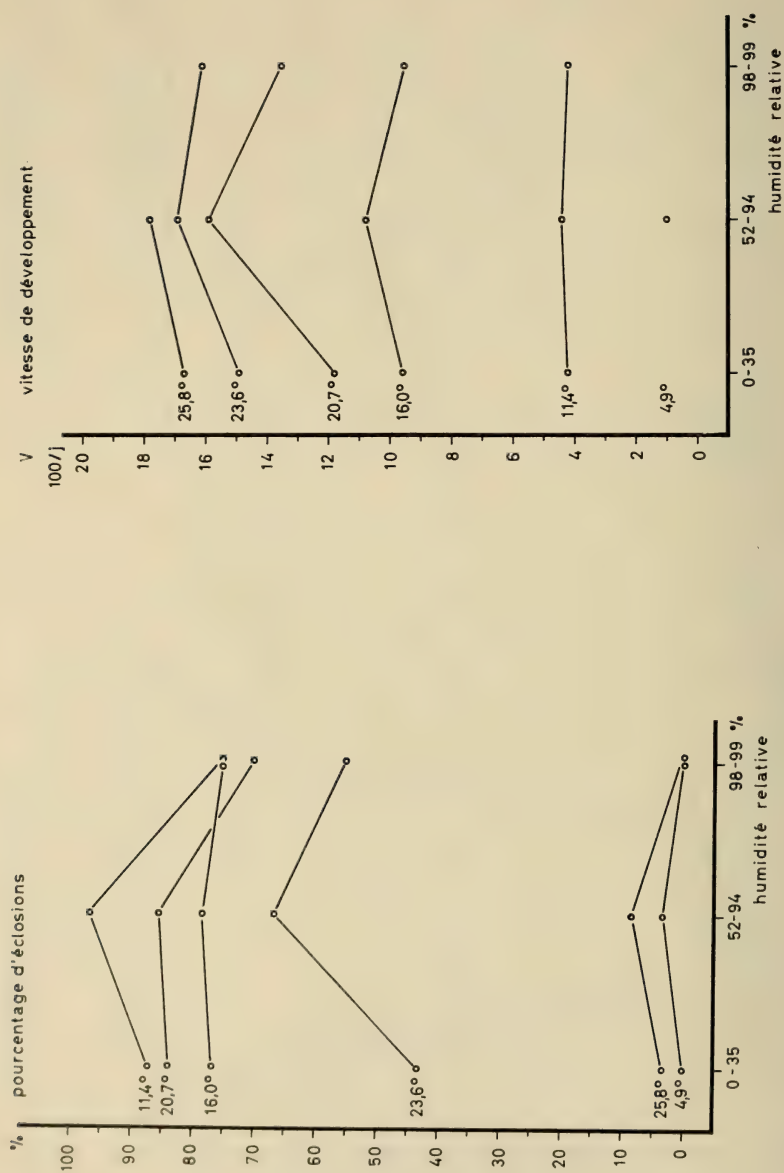


FIG. 3.

Pourcentages d'éclosions des œufs en fonction de l'humidité relative de l'incubation.

FIG. 4.

Vitesse de développement des œufs en fonction de l'humidité relative de l'incubation.

- b) Quelles que soient les conditions d'humidité, les taux d'éclosions les plus élevés sont obtenus dans une zone de température allant de  $+11^{\circ}$  à  $+20^{\circ}$  C, les taux d'éclosions à  $+11,4^{\circ}$  C ayant tendance à être plus élevés que ceux à  $+20,7^{\circ}$  C. Néanmoins,

TABLEAU II

*Pourcentages d'éclosions et vitesse de développement en fonction de la température et de l'hygrométrie de l'incubation succédant à une réactivation de 170 jours à  $+2^{\circ}$  C*

Température en		Humidité relative en %	Nombre d'œufs	Nombre d'éclosions	Pourcentage d'éclosions		Durée moyenne en jours de l'incubation		Vitesse de développement 100/jour
° C	écart-type				%	Intervalle de sécurité (coefficient de sécurité = 95 %)		Erreur-standard	
1,6	0,1	0-35	60	0	0	—	—	—	—
1,6	0,1	52-94	60	0	0	—	—	—	—
1,6	0,1	98-99	20	0	0	—	—	—	—
4,9	0,3	0-35	60	0	0	—	—	—	—
4,9	0,3	52-94	60	2	3,3	0,4-11,5	97,5	9,5	1,0
4,9	0,3	98-99	20	0	0	—	—	—	—
11,4	0,3	0-35	62	54	87,0	76,1-94,0	24,0	0,7	4,2
11,4	0,3	52-94	61	59	96,7	88,5-99,6	22,6	0,6	4,4
11,4	0,3	98-99	20	15	75,0	50,9-91,3	23,7	0,9	4,2
16,0	0,3	0-35	60	46	76,7	63,9-86,6	10,4	0,3	9,6
16,0	0,3	52-94	60	47	78,3	65,7-87,9	9,3	0,3	10,8
16,0	0,3	98-99	21	15	75,0	50,9-91,3	10,5	0,3	9,5
20,7	0,5	0-35	62	52	83,9	72,6-92,0	8,5	0,2	11,8
20,7	0,5	52-94	62	53	85,4	74,2-93,0	6,3	0,2	15,9
20,7	0,5	98-99	20	14	70,0	45,7-88,1	7,4	0,3	13,5
23,6	0,4	0-35	60	26	43,3	30,6-56,7	6,7	0,2	14,9
23,6	0,4	52-94	60	40	66,7	53,3-78,3	5,9	0,2	16,9
23,6	0,4	98-99	20	11	55,0	31,5-76,9	6,2	0,7	16,1
25,8	0,4	0-35	60	2	3,3	0,4-11,5	6,0	—	16,7
25,8	0,4	52-94	59	5	8,5	2,8-18,4	5,6	0,5	17,8
25,8	0,4	98-99	20	0	0	—	—	—	—
30,2	0,4	0-35	60	0	0	—	—	—	—
30,2	0,4	52-94	60	0	0	—	—	—	—
30,2	0,4	98-99	20	0	0	—	—	—	—



il semble plus judicieux, compte tenu de la vitesse de développement, de fixer l'optimum autour de  $+ 20^{\circ} \text{C}$ .

- c) Au-delà de  $+ 20^{\circ} \text{C}$ , les taux d'éclosions diminuent rapidement : à  $+ 25^{\circ} \text{C}$ , ils ne dépassent pas 10% et ils sont nuls à  $+ 30^{\circ} \text{C}$ . Le point léthal supérieur doit donc se trouver entre  $+ 26^{\circ}$  et  $+ 30^{\circ} \text{C}$ .
- d) Alors que le seuil théorique de développement se situe entre  $+ 7^{\circ}$  et  $+ 8^{\circ} \text{C}$  (Fig. 2), un faible pourcentage d'éclosions (3,3%) est enregistré à  $+ 4,9^{\circ} \text{C}$ . A  $+ 1,6^{\circ} \text{C}$ , il ne se produit plus aucune éclosion, mais le développement n'est pas complètement arrêté, puisque, au terme d'une incubation d'environ 120 jours, les oeufs contiennent des chenilles apparemment prêtes à éclore et dont les capsules céphaliques sont sclérifiées et pigmentées. En accord avec JOHNSON (1940), HODSON et AL RAWY (1956), il semble donc qu'il faille distinguer entre:
  - 1) un seuil de développement embryonnaire situé en-dessous de  $+ 2^{\circ} \text{C}$ , et bien plus bas que le seuil théorique de  $+ 7^{\circ}$  à  $+ 8^{\circ} \text{C}$ ,
  - 2) un seuil d'éclosion proche de  $+ 4^{\circ} \text{C}$ .
- e) A température égale, une humidité relative de 52% à 94% a pour conséquence un taux d'éclosions et une vitesse de développement légèrement plus élevés que ceux produits par des humidités relatives inférieures ou supérieures.

### 3. ACTION DES BASSES TEMPÉRATURES SUR L'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE

#### 3.1. Généralités

C'est un fait connu depuis longtemps que la diapause constitue pour l'insecte une protection contre les rigueurs du climat. Un insecte en diapause résiste mieux à la congélation qu'un insecte physiologiquement actif (CHAUVIN, 1956). Mais réciproquement, il est également établi que le froid est indispensable à la reprise du développement, c'est-à-dire à l'élimination de la diapause de nom-

breux insectes. Beaucoup d'espèces en diapause, en effet, meurent sans reprendre leur activité, si elles sont soumises durant cette période à des températures qui, semble-t-il, devraient favoriser leur développement. On a longtemps, pour cette raison, considéré la diapause comme un blocage du développement susceptible d'être « rompu » par un choc thermique, tel que le froid. Mais, dès 1943, ANDREWARTHA (1943, 1952) a émis une autre hypothèse qui s'est révélée par la suite très fructueuse. Cet auteur considère en effet la diapause non pas comme un arrêt total du développement, mais comme un ralentissement plus ou moins fort de l'activité physiologique et morphogénétique de l'insecte. Les processus physiologiques qui se déroulent dans l'insecte en diapause et qui conduisent à la reprise du développement nécessitent des températures qui sont presque toujours inférieures à l'optimum de développement morphogénétique et très souvent en-dessous du seuil de ce même développement. L'ensemble de ces processus physiologiques constitue ce qu'ANDREWARTHA appelle le « développement de diapause » (« diapause development »).

Le but de cette étude est donc de déterminer les conditions dans lesquelles le développement de diapause de *Zeiraphera griseana* se déroulera au mieux. En d'autres termes, il s'agit de préciser quels sont, dans le cas de la Tordeuse du mélèze, les facteurs (température, durée d'incubation) les plus propres à assurer la reprise du développement morphogénétique, c'est-à-dire l'élimination de la diapause.

Dans la nature, les œufs de *Zeiraphera griseana* passent par trois périodes :

- a) La *prédiapause*, période qui s'étend de la ponte à l'arrêt du développement.
- b) La *diapause* proprement dite, durant laquelle le développement est apparemment interrompu.
- c) La *post-diapause*, période qui s'étend de la reprise du développement à l'éclosion des jeunes chenilles.

En laboratoire, par contre, il est plus judicieux, semble-t-il, de distinguer, selon la terminologie de LE BERRE (1959) :

- a) Une *incubation initiale* qui débute à la ponte et précède la période de réactivation. Cette période d'incubation initiale ne

correspond pas tout à fait à la prédiapause. En effet, suivant les nécessités de l'expérimentation, il peut se faire qu'elle soit ou plus courte que la prédiapause, ou plus longue, et dans ce cas elle empiète évidemment sur la diapause.

- b) Une *incubation réactivante* qui suit immédiatement l'incubation initiale et au cours de laquelle est tentée l'élimination de la diapause au moyen d'une *température réactivante*. Cette incubation réactivante ne coïncide pas forcément avec la durée de la diapause. Elle peut commencer soit avant, soit après l'arrêt du développement; elle peut aussi être, ou plus courte, ou plus longue que la diapause elle-même.
- c) Une *incubation complémentaire* qui succède à l'incubation réactivante et qui se termine à l'éclosion des jeunes chenilles. La température de l'incubation complémentaire est toujours de  $+ 20^{\circ}$  C quelque soit le schéma expérimental adopté.

D'après ce qui précède, il est possible d'énumérer les facteurs capables d'éliminer l'état de diapause. Ce peuvent être:

1. La température de l'incubation réactivante
2. La durée de l'incubation réactivante
3. La température de l'incubation initiale
4. La durée de l'incubation initiale.

L'état de réactivation des œufs, ou, si l'on préfère, le degré d'élimination de la diapause est exprimé par le pourcentage d'éclosions des œufs, soumis à un traitement réactivant, et par la durée de l'incubation complémentaire. Il est bien entendu qu'un pourcentage d'éclosions élevé et une incubation complémentaire courte seront le résultat d'une élimination satisfaisante de la diapause.

Par ailleurs, un traitement réactivant ne peut être considéré comme réussi que si les organismes dont la diapause a été éliminée font montre, par la suite, d'une vitalité et d'une fécondité normales. Or, il semble, comme le relève LE BERRE (1959), que la plupart des auteurs, même ANDREWARTHA, aient négligé ces deux critères et se soient bornés à obtenir les pourcentages d'éclosions les plus élevés possible. Dans la présente étude, seul le critère de vitalité a été



retenu. Il a fallu en effet renoncer à contrôler la fécondité des adultes issus d'œufs réactivés, étant donné que, dans les conditions d'élevages actuelles, les femelles de *Zeiraphera griseana* ne pondent pas. Il est fort probable que les fonctions reproductrices des Tordeuses adultes, papillons de mœurs crépusculaires, ont été inhibées par le passage brutal du jour à l'obscurité, tel qu'il se produit en chambre climatisée.

### 3.2. Méthodes

3.2.1. *Obtention des œufs.* — Les adultes destinés à la production des œufs sont élevés de la façon suivante: Des papillons sont disposés par couples dans des bocaux en verre blanc d'un ou deux litres, fermés avec de la gaze. Un rameau de mélèze garni de lichens de l'espèce *Parmelia aspidota* Ach. y est disposé. Il est en outre bon, afin de prolonger la durée des élevages, de pourvoir les bocaux en nourrisseurs constitués par de petites éponges en matière plastique, imbibées d'une solution de sucre et fixées au bout d'un petit bâtonnet d'environ 20 cm de long. Pendant la période de ponte, les rameaux de mélèze seront renouvelés toutes les heures de façon à ce que l'âge des œufs soit fixé avec une précision suffisante.

En vue de la récolte des œufs, les rameaux de mélèze sont plongés dans l'eau pendant cinq à dix minutes pour ramollir convenablement les lichens sous lesquels la ponte a eu lieu. Ces lichens sont ensuite enlevés un à un avec une pince fine; les œufs humides sont ramassés avec un pinceau à aquarelle et réunis dans de petits tubes fermés avec de la gaze. Ces opérations se font sous la loupe binoculaire afin de ne pas abîmer les pontes.

3.2.2. *Conditions d'incubation.* — Au cours des différentes incubations qu'ils ont à subir, les œufs sont disposés dans de petits tubes en verre (longueur: 3 cm, diamètre: 7 mm) fermés au moyen de gaze à bluter. Les tubes sont placés eux-mêmes dans des hygrostats de Zwölfer (ZWÖLFER, 1932), assurant une humidité relative de 75% au moyen d'une solution saturée de sel de cuisine. Les hygrostats sont enfin disposés dans différents thermostats fournissant les températures voulues.

3.2.3. *Elevage des individus issus d'œufs réactivés.* — Les chenilles sont élevées individuellement dans des tubes de verre



fermés par de la gaze. Elles sont laissées dans l'obscurité à une température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$  et à une humidité relative de 80% environ. Tous les deux jours, leur nourriture est renouvelée. Celle-ci consiste en bourgeons de mélèze cueillis le printemps précédent et conservés congelés à  $-40^{\circ}\text{C}$ , ou en bourgeons frais provenant de mélèzes élevés en serre.

Les adultes sont réunis par couples dans des récipients en plexiglas équipés de la même façon que les bocaux utilisés pour la production des œufs. La température est également de  $+20^{\circ}\text{C}$  et l'humidité relative de 70 à 75%. En outre, les papillons sont soumis à une photopériode de 16 heures.

### 3.3. *Essai d'incubation à température constante*

Le but de cet essai est de démontrer que les œufs de *Zeiraphera griseana* passent réellement par une diapause embryonnaire. En effet, les œufs peuvent théoriquement se comporter de deux façons différentes pendant l'hibernation:

a) Les œufs sont simplement en quiescence.

Dans ce cas, une incubation à température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$  leur permet de se développer sans interruption et d'éclore dans les délais les plus brefs.

b) Les œufs sont en diapause. Dans cette éventualité, même à  $+20^{\circ}\text{C}$ , le développement embryonnaire cesse complètement, ou du moins se poursuit très lentement. Il en résulte un taux d'éclosions peu élevé et une durée d'incubation très longue.

L'essai se fait de la façon suivante: Des œufs issus de femelles du Haut-Valais (Suisse) et de la région de Briançon (France) sont incubés à la température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$  (proche de l'optimum de développement morphogénétique). Chaque éclosion est enregistrée. Il en va de même pour la durée d'incubation qui n'est autre que le temps écoulé entre la ponte et l'éclosion.

Les résultats obtenus sont exprimés dans le tableau III. Ils permettent de tirer les conclusions suivantes:

a) Globalement, 8% des œufs éclosent après une incubation moyenne de 139,2 jours. Il est donc bien établi que, dans leur

très grande majorité, les œufs sont incapables de se développer normalement à la température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$ , bien que celle-ci soit proche de l'optimum de développement morphogénétique.

TABLEAU III

*Pourcentages d'éclosions et durées d'incubation d'œufs  
soumis à une température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$*

Origine des femelles pourvoyeuses en œufs	N° d'ordre des femelles pour- voyeuses en œufs	Nombre d'œufs utilisés	Nombre de chenilles écloses	Pourcentage d'éclosions		Durée moyenne de l'incubation à $+20^{\circ}\text{C}$	
				%	Limites de sécurité (coefficient de sécurité = 95 %)	en jours	Erreur- standard
Haut-Valais	1	52	0	0	—	—	—
»	2	99	2	2,0	0,2 - 7,3	155,0	—
»	3	76	1	3,6	0,03- 7,3	141,0	—
»	4	75	8	10,7	4,6 -21,0	138,2	—
»	5	58	7	12,0	4,8 -24,9	145,1	—
»	total:	360	18	5,0	2,9 - 7,9	142,9	1,3
Briançonnais	6	31	0	0	—	—	—
»	7	20	0	0	—	—	—
»	8	40	1	2,5	0,06-13,9	165,0	—
»	9	38	1	2,6	0,06-14,7	156,0	—
»	10	26	1	3,8	0,09-21,4	165,0	—
»	11	57	6	10,5	3,8 -22,9	122,1	—
»	12	68	8	11,7	5,1 -23,1	154,0	—
»	13	65	18	27,7	16,3 -43,8	127,5	—
»	14	17	5	29,4	9,5 -68,6	145,4	—
»	total:	362	40	11,0	7,9 -15,0	136,8	2,2
Haut-Valais + Briançonnais	total:	722	58	8,0	6,0 -10,0	139,2	1,6

b) Il existe une très grande hétérogénéité entre les pourcentages d'éclosions des œufs provenant des différentes femelles.

c) La même disparité apparaît entre les pourcentages globaux des œufs en provenance du Haut-Valais (5%) et du Briançonnais (11%). Cette dissemblance n'est pas due à des fluctuations fortuites entre les deux échantillons, comme l'indique la comparaison statistique des deux pourcentages, au moyen du rapport  $t$  de Student (LAMOTTE, 1957). En effet,  $t$  étant égal à 2,98,

cette valeur est supérieure à la limite indiquée par la table de la distribution de  $t$ : 2,6 pour un coefficient de sécurité de 99%. On peut admettre que la différence constatée entre les deux pourcentages est hautement significative et ne peut pas être attribuée au hasard de l'échantillonnage.

Cette hétérogénéité, ainsi que celle constatée entre les pontes des différentes femelles, peut être produite par les causes suivantes:

- a) Il peut y avoir (et il y a certainement), parmi les femelles et leurs pontes, des différences génétiques déterminant des intensités de diapause variées.
- b) En admettant que la diapause embryonnaire de la Tordeuse est provoquée, comme chez *Bombyx mori*, par la sécrétion, chez la mère, d'une hormone de diapause suboesophagienne (FUKUDA, 1951 a et b, 1952; HASEGAWA, 1957), on peut penser que l'intensité de la diapause dépendra d'une production hormonale plus ou moins grande. Cette production peut, elle-même, être fonction d'une foule de facteurs endogènes et exogènes, tels que l'hérédité, le pH du milieu intérieur, la température ambiante, l'humidité de l'air, la lumière, la nutrition, la densité de population (effet de groupe), etc.

### 3.4. Conditions d'élimination de la diapause

3.4.1. *Action de la température et de la durée de l'incubation réactivante (expérience n° 1).* — Après avoir été tous exposés à une incubation initiale de 6 jours à  $+20^{\circ}\text{C}$ , des lots de 20 œufs sont soumis aux températures réactivantes suivantes:  $-15^{\circ}$ ,  $-5^{\circ}$ ,  $-2^{\circ}$ ,  $0^{\circ}$ ,  $+2^{\circ}$ ,  $+4^{\circ}$  et  $+11^{\circ}\text{C}$  pendant des périodes de 20, 40, 60, 90 et 120 jours. L'incubation réactivante terminée, les œufs sont mis à  $+20^{\circ}\text{C}$  (incubation complémentaire) jusqu'à leur éclosion. Le nombre et le délai des éclosions sont enregistrés afin d'établir le pourcentage d'éclosions et la durée moyenne en jours de l'incubation complémentaire.

L'examen des résultats exprimés sur le tableau IV et sur les figures 5 et 6 conduit aux constatations suivantes:

- a) Quelle que soit la durée de l'incubation réactivante, les œufs réactivés à  $-15^{\circ}\text{C}$  n'éclosent pas.

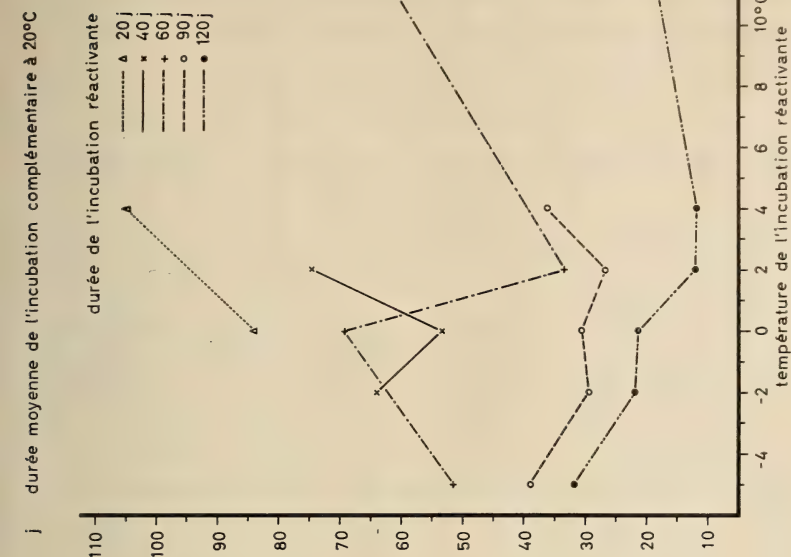


FIG. 6.

Durée moyenne de l'incubation complémentaire à 20°C en fonction de la température et de la durée de l'incubation réactive (Incubation initiale: 6 jours à + 20°C).

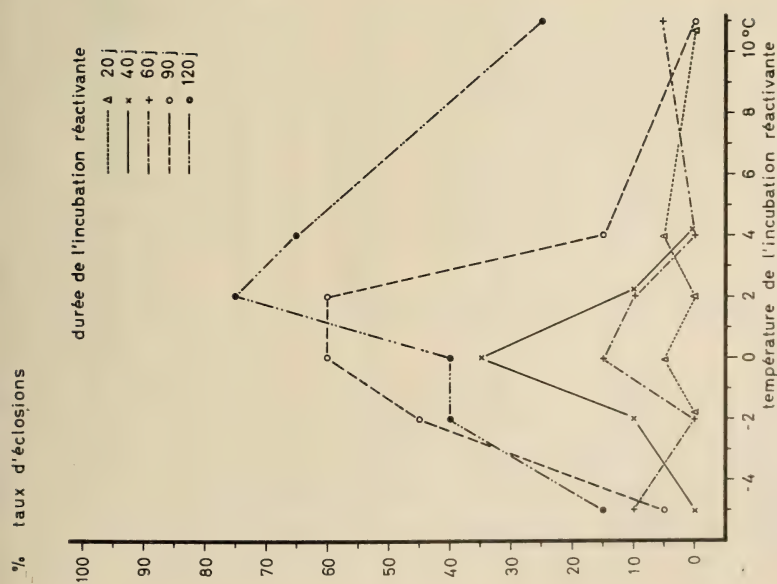


FIG. 5.

Taux d'éclosions des œufs en fonction de la température et de la durée de l'incubation réactive (Incubation initiale: 6 jours à + 20°C).



- b) Les taux d'éclosions les plus élevés et les incubations complémentaires moyennes les plus courtes sont obtenus après des températures réactivantes de 0° à + 4° C, quelle que soit la durée de l'incubation réactivante.

TABLEAU IV

*Eclosion des œufs réactivés en relation avec la durée et la température de l'incubation réactivante*

(Dans tous les cas, l'incubation initiale est de 6 jours à + 20° C et l'incubation complémentaire se déroule à + 20° C.)

Incubation réactivante		Nombre des œufs incubés	Nombre des œufs éclos	Taux d'éclosions en %	Durée moyenne de l'incubation complémentaire à + 20° C en jours
Durée en jours	Température en ° C				
20	— 15	20	0	0	—
20	— 5	20	0	0	—
20	— 2	20	0	0	—
20	0	20	1	5	84,0
20	+ 2	20	0	0	—
20	+ 4	20	1	5	105,0
20	+ 11	20	0	0	—
40	— 15	20	0	0	—
40	— 5	20	0	0	—
40	— 2	20	2	10	64,0
40	0	20	7	35	53,3
40	+ 2	20	2	10	74,5
40	+ 4	20	0	0	—
40	+ 11	20	0	0	—
60	— 15	20	0	0	—
60	— 5	20	2	10	51,5
60	— 2	20	0	0	—
60	0	20	3	15	69,3
60	+ 2	20	2	10	33,5
60	+ 4	20	0	0	—
60	+ 11	20	1	5	62,0
90	— 15	20	0	0	—
90	— 5	20	1	5	39,0
90	— 2	20	9	45	29,5
90	0	20	12	60	30,6
90	+ 2	20	12	60	26,9
90	+ 4	20	3	15	36,3
90	+ 11	20	0	0	—
120	— 15	20	0	0	—
120	— 5	20	3	15	32,0
120	— 2	20	8	40	22,1
120	0	20	8	40	21,6
120	+ 2	20	15	75	12,0
120	+ 4	20	13	65	12,0
120	+ 11	20	5	25	18,2

- c) A température réactivante égale, le taux d'éclosions croît avec l'augmentation de la durée de l'incubation réactivante, tandis que la durée moyenne de l'incubation complémentaire diminue.
- d) Le taux d'éclosions maximal (75 %) et le délai moyen d'éclosion minimal (12 jours) sont obtenus après une incubation réactivante de 120 jours à  $+2^{\circ}\text{C}$ . (Incubation initiale: 6 jours à  $+20^{\circ}\text{C}$ ).

3.4.2. *Action de la durée de l'incubation initiale (expérience n° 2).* — Des lots de 20 ou 40 œufs sont exposés à une incubation initiale de  $+20^{\circ}\text{C}$  pendant les périodes suivantes: 0, 3, 6, 15, 25 et 40 jours. Ils sont ensuite mis en incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$  pendant les périodes suivantes: 20, 40, 60, 90, 120 et 150 jours. Pour la suite de l'essai, on procède comme dans l'expérience n° 1.

Les résultats obtenus sont exprimés sur les tableaux V et VI et sur les figures 7 et 8. Ils permettent de tirer les conclusions suivantes:

- a) Comme dans l'expérience n° 1, l'allongement de la durée de l'incubation réactivante entraîne l'augmentation des taux d'éclosions et la diminution de la durée moyenne de l'incubation complémentaire à  $+20^{\circ}\text{C}$ .
- b) L'examen du tableau V donne l'impression que, dans les limites de l'expérience, la durée de l'incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  n'a pas d'influence sur le taux d'éclosions et sur la durée moyenne de l'incubation complémentaire. La situation devient plus claire si, comme dans le tableau VI et les figures 7 et 8, on groupe les résultats en fonction d'une incubation initiale « courte » de 3 à 6 jours et d'une incubation initiale « longue » de 15 à 40 jours. Il devient alors évident que:
  - 1) La durée de l'incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  n'influe pas sur le taux d'éclosions.
  - 2) Précédant des incubations réactivantes à  $+2^{\circ}\text{C}$  de 60, 90 et 120 jours, une incubation initiale « courte » de 3 à 6 jours à  $+20^{\circ}\text{C}$  a pour conséquence une incubation complémentaire moyenne nettement plus courte que l'incubation complémentaire résultant d'une incubation initiale « longue » de 15 à 40 jours.

TABLEAU V

*Eclosion des œufs réactivés en relation avec la durée de l'incubation initiale à + 20° C et la durée de l'incubation réactivante à + 2° C*

Durée en jours de l'incubation initiale à + 20° C	Durée en jours de l'incubation réactivante à + 2° C	Nombre d'œufs incubés	Nombre d'œufs éclos	Taux d'éclosions en %	Durée moyenne en jours de l'incubation complémentaire à + 20° C
3	20	20	7	35	113,8
6	20	20	0	0	—
15	20	20	2	10	105,0
25	20	20	0	0	—
40	20	20	0	0	—
3	40	20	1	5	92,0
6	40	20	2	10	74,5
15	40	20	0	0	—
25	40	20	1	5	80,0
40	40	20	1	5	77,0
3	60	20	3	15	68,3
6	60	20	2	10	33,5
15	60	20	2	10	65,5
25	60	20	0	0	—
40	60	20	7	35	60,0
3	90	20	4	20	41,0
6	90	20	12	60	26,9
15	90	20	3	15	48,0
40	90	20	9	45	41,0
0	120	20	10	50	14,3
3	120	20	13	65	12,8
6	120	20	15	75	12,0
6	120	40	30	75	15,1
15	120	20	13	65	25,9
25	120	20	14	70	24,2
25	120	40	29	72,5	22,9
40	120	20	15	75	22,5
3	150	20	16	80	7,4
6	150	40	29	72,5	12,0
15	150	20	17	85	10,8
25	150	20	18	90	11,5
40	150	20	17	85	10,1

3.4.3. *Action de la température de l'incubation initiale (expérience n° 3).* — Des lots de 20 œufs sont exposés à une incubation

initiale de  $+11^{\circ}\text{C}$  pendant les périodes suivantes: 11, 22 et 55 jours. Ces trois intervalles sont choisis de telle façon que les œufs atteignent à  $+11^{\circ}\text{C}$  à peu près les mêmes stades de développement qu'ils auraient atteints à  $+20^{\circ}\text{C}$  au bout de 3, 6 et 15 jours. Les lots sont ensuite mis en incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$  pendant les périodes suivantes: 0, 30, 60, 90 et 120 jours. Puis l'essai se poursuit de la même façon que dans l'expérience n° 1.

TABLEAU VI

*Éclosion des œufs réactivés en fonction d'une incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  « courte » (3 à 6 jours) ou « longue » (15 à 40 jours)*

Durée en jours de l'incubation initiale à $+20^{\circ}\text{C}$	Durée en jours de l'incubation réactivante à $+2^{\circ}\text{C}$	Nombre d'œufs incubés	Nombre d'œufs éclos	Pourcentage d'éclosions		Durée moyenne en jours de l'incubation complémentaire à $+20^{\circ}\text{C}$	
				%	Limites de sécurité (coefficient de sécurité = 95 %)		Erreur-standard
3- 6	20	40	7	17,5	7,4-32,8	113,8	2,4
15-40	20	60	2	3,3	0,4-11,5	105,0	1,0
3- 6	40	40	3	7,5	0,6-16,9	80,3	10,5
15-40	40	60	2	3,3	0,4-11,5	78,5	1,2
3- 6	60	40	5	12,5	4,2-26,8	54,4	8,7
15-40	60	60	9	15,0	7,1-26,6	61,2	2,6
3- 6	90	40	16	40,0	24,9-56,5	30,4	1,8
15-40	90	40	12	30,0	16,6-46,5	42,7	2,3
0- 6	120	100	68	68,0	57,9-77,0	13,9	0,4
15-40	120	100	71	71,0	61,1-79,6	23,6	0,6
3- 6	150	60	45	75,0	62,1-85,3	10,4	0,5
15-40	150	60	52	86,7	75,4-94,1	10,8	0,4

Les résultats de cette expérience, exprimés dans le tableau VII et sur les figures 9 et 10 permettent de tirer les conclusions suivantes:

- a) Tout comme pour les expériences n° 1 et n° 2, une augmentation de la durée de la période de réactivation à  $+2^{\circ}\text{C}$  entraîne une augmentation du taux d'éclosions et une diminution de la durée de l'incubation complémentaire à  $+20^{\circ}\text{C}$ .



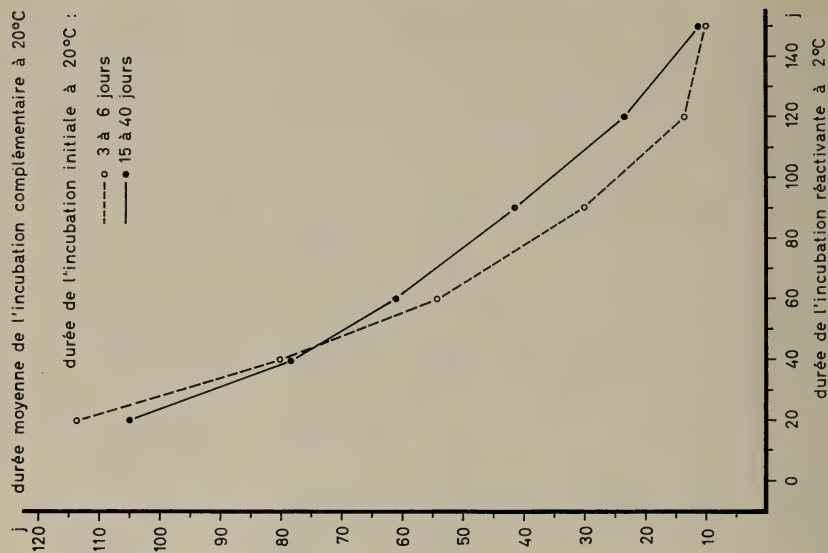


FIG. 8.

Durée de l'incubation complémentaire à + 20°C en fonction de la durée de l'incubation initiale à + 20°C et de la durée de l'incubation réactive à + 2°C.

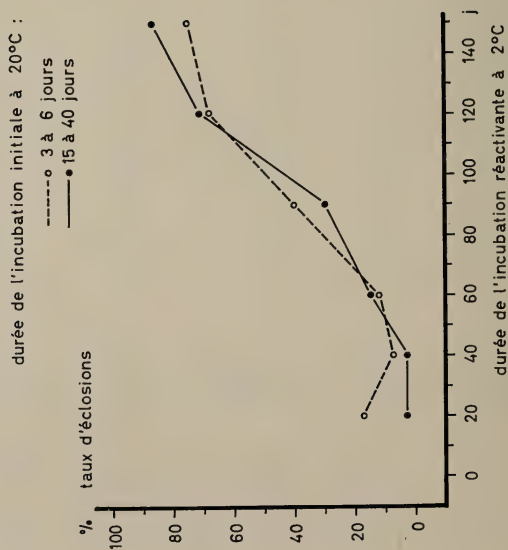


FIG. 7.

Taux d'éclosions des œufs en fonction de la durée de l'incubation initiale à + 20°C et de la durée de l'incubation réactive à + 2°C.

- b) La durée de l'incubation initiale à  $+11^{\circ}\text{C}$  n'a pas, dans les limites de l'expérience, d'influence sur le taux d'éclosions et sur la durée moyenne de l'incubation complémentaire.
- c) A incubation réactivante égale, une incubation initiale à  $+11^{\circ}\text{C}$  pendant 11 à 55 jours suscite :
- 1) Un taux d'éclosions plus élevé qu'une incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$ , comme le prouve l'examen des tableaux VI et VII;
  - 2) Une incubation complémentaire à  $+20^{\circ}\text{C}$  plus longue que celle qui résulte d'une incubation initiale « courte » de 3 à 6 jours à  $+20^{\circ}\text{C}$  et plus courte que celle provoquée par une incubation initiale « longue » de 15 à 40 jours à  $+20^{\circ}\text{C}$ .

TABLEAU VII

*Eclosion des œufs réactivés après des incubations initiales  
à  $+11^{\circ}\text{C}$  de différentes durées*

Durée en jours de l'incubation initiale à $+11^{\circ}\text{C}$	Durée en jours de l'incubation réactivante à $+20^{\circ}\text{C}$	Nombre d'œufs incubés	Nombre d'œufs éclos	Taux d'éclosions en %	Durée moyenne en jours de l'incubation complémentaire à $+20^{\circ}\text{C}$
11	0	20	2	10	124,0
22	0	22	0	0	—
55	0	20	1	5	101,0
11	30	20	3	15	102,4
22	30	20	0	0	—
55	30	20	3	15	86,0
11	60	20	13	65	61,8
22	60	20	0	0	—
55	60	20	3	15	67,0
11	90	20	10	50	38,3
22	90	20	19	95	39,9
55	90	20	17	85	38,5
11	120	20	20	100	21,9
22	120	20	20	100	16,0
55	120	20	18	90	17,0

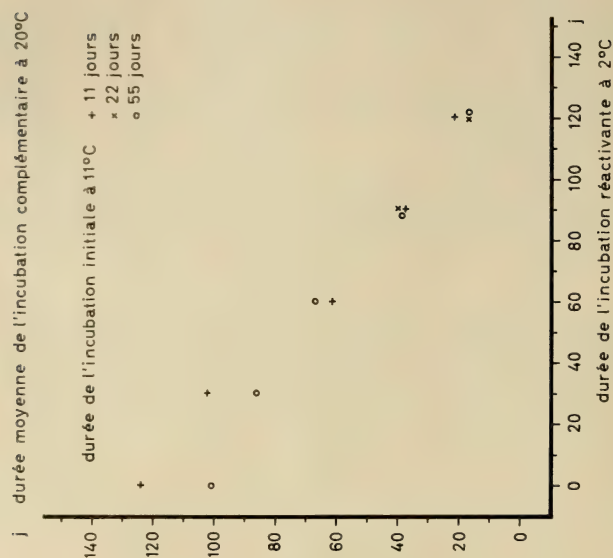


FIG. 9.

Taux d'éclosions des œufs en fonction de la durée de l'incubation initiale à + 11°C et de la durée de l'incubation réactive à + 2°C.

Coefficient de corrélation:  $r = 0,88$  (limite de signification de  $r$  pour  $n = 15$ ;

$r_s = 0,64$  pour un coefficient de sécurité de 99%).

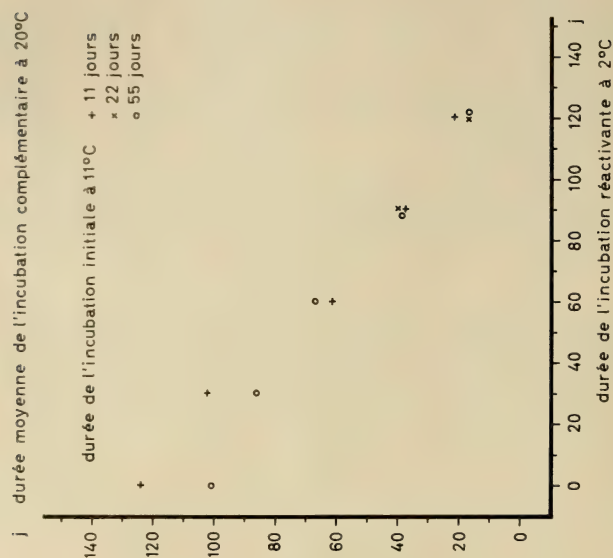


FIG. 10.

Durée moyenne de l'incubation complémentaire à + 20°C en fonction de la durée de l'incubation initiale à + 11°C et de la durée de l'incubation réactive à + 2°C.

Coefficient de corrélation:  $r = -0,98$  (limite de signification de  $r$  pour  $n = 15$ ;

$r_s = -0,64$  pour un coefficient de sécurité de 99%).

Ces faits sont confirmés par les tableaux VIII et IX et par les figures 11 et 12 où sont exprimés les taux d'éclosions moyens et les incubations complémentaires moyennes en fonction de la durée de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$ , de la température et de la durée de l'incubation initiale. Enfin, l'estimation de la dose réactivante médiane ou DR 50 (durée en jours de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$  nécessaire pour faire éclore 50% des œufs), selon la méthode graphique de MILLER et TAINTER (1944), montre que des œufs incubés initialement à  $+20^{\circ}\text{C}$  ont une DR 50 de 105 jours, tandis que celle des œufs incubés initialement à  $+11^{\circ}\text{C}$  n'est que de 61 jours. Ces deux valeurs sont d'ailleurs significativement différentes l'une de l'autre, puisque leur erreur-standard est de 3 jours.

### 3.5. Action des techniques de réactivation sur la vitalité post-embryonnaire

La présente étude a pour but de montrer que le développement post-embryonnaire de *Zeiraphera griseana* est influencé par les

TABLEAU VIII

*Influence de la température de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$  sur l'élimination de la diapause*

Température de l'incubation initiale en $^{\circ}\text{C}$	Durée en jours de l'incubation initiale	Durée en jours de l'incubation réactivante à $+2^{\circ}\text{C}$	Nombre d'œufs mis en incubation	Nombre d'œufs éclos	Taux d'éclosions	
					en %	Limites de sécurité (coefficient de sécurité: = 95 %)
11	11-55	0	60	3	5,0	1,0-13,9
20	3-40	20	100	9	9,0	4,2-16,4
11	11-55	30	60	6	10,0	3,8-20,5
20	3-40	40	100	5	5,0	1,6-11,3
11	11-55	60	60	16	26,6	16,1-39,7
20	3-40	60	100	14	14,0	7,9-22,4
11	11-55	90	60	46	76,6	63,9-86,6
20	3-40	90	80	28	35,0	24,7-46,5
11	11-55	120	60	58	96,6	88,5-99,6
20	0-40	120	200	139	69,5	63,0-76,0
20	3-40	150	120	97	80,8	73,6-88,0



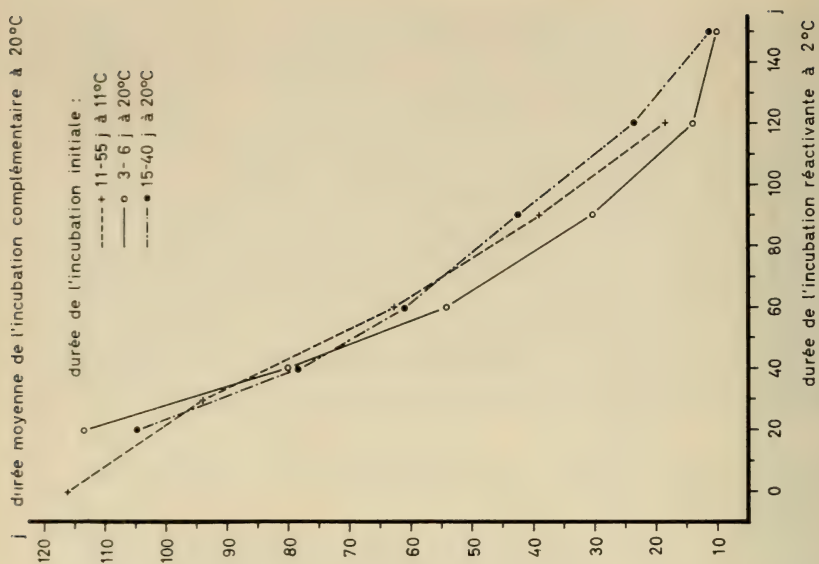


FIG. 12.

Durée moyenne de l'incubation complémentaire à + 20°C en fonction de la température et de la durée de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactive à + 20°C.

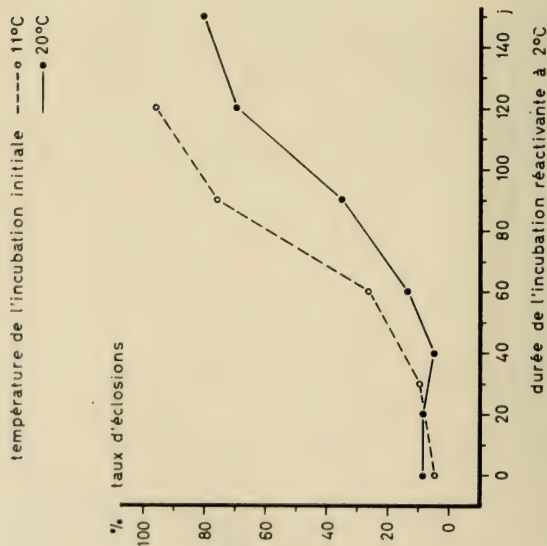


FIG. 11.

Taux d'éclosions des œufs en fonction de la température de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactive à + 20°C.

conditions thermiques dans lesquelles l'évolution embryonnaire s'est déroulée. Comme précédemment, les facteurs susceptibles de jouer un rôle sont:

- a) La température de l'incubation réactivante
- b) La durée de l'incubation réactivante
- c) La température de l'incubation initiale.

TABLEAU IX

*Influence de la température de l'incubation initiale, de sa durée et de celle de l'incubation réactivante à + 2° C sur l'élimination de la diapause*

Température de l'incubation initiale en ° C	Durée en jours de l'incubation initiale	Durée en jours de l'incubation réactivante à + 2° C	Nombre d'œufs incubés	Nombre d'œufs éclos	Durée moyenne en jours de l'incubation complémentaire	
					à + 20° C	Erreur-standard
11	11-55	0	60	3	116,3	7,3
20	3- 6	20	40	7	113,8	2,4
20	15-40	20	60	2	105,0	1,0
11	11-55	30	60	6	94,2	6,5
20	3- 6	40	40	3	80,3	10,5
20	15-40	40	60	2	78,5	1,2
11	11-55	60	60	16	62,8	1,8
20	3- 6	60	40	5	54,4	8,7
20	15-40	60	60	9	61,2	2,6
11	11-55	90	60	46	39,0	1,2
20	3- 6	90	40	16	30,4	1,8
20	15-40	90	40	12	42,7	2,3
11	11-55	120	60	58	18,3	0,7
20	0- 6	120	100	68	13,9	0,4
20	15-40	120	100	71	23,6	0,6
20	3- 6	150	60	45	10,4	0,5
20	15-40	150	60	52	10,8	0,4

La durée de l'incubation initiale, dont l'influence s'exerce sur la durée de l'incubation complémentaire seule, n'est pas retenue dans cette étude en tant que facteur déterminant.

TABLEAU X

*Influence de la durée et de la température de l'incubation réactivante sur la vitalité post-embryonnaire*

Durée en jours de l'incubation réactivante	Température de l'incubation réactivante en ° C	Nombre de chenilles écloses	Nombre d'individus accidentés	Nombre d'individus indemnes	Nombre d'adultes obtenus	Taux d'émergences en %	Longévité post-embryonnaire en jours
20	— 15	0	—	—	0	0	—
20	— 5	0	—	—	0	0	—
20	— 2	0	—	—	0	0	—
20	0	1	0	1	0	0	0
20	+ 2	0	—	—	0	0	—
20	+ 4	1	0	1	0	0	1,0
20	+ 11	0	—	—	0	0	—
40	— 15	0	—	—	0	0	—
40	— 5	0	—	—	0	0	—
40	— 2	2	0	2	0	0	2,5
40	0	7	0	7	0	0	3,1
40	+ 2	2	0	2	0	0	8,0
40	+ 4	0	—	—	0	0	—
40	+ 11	0	—	—	0	0	—
60	— 15	0	—	—	0	0	—
60	— 5	2	0	2	0	0	1,5
60	— 2	0	—	—	0	0	—
60	0	3	0	3	0	0	0,3
60	+ 2	2	0	2	1	50,0	26,0
60	+ 4	0	—	—	0	0	—
60	+ 11	1	0	1	0	0	3,0
90	— 15	0	—	—	0	0	—
90	— 5	1	0	1	0	0	25,0
90	— 2	9	1	8	0	0	3,9
90	0	12	0	12	1	8,3	6,2
90	+ 2	12	0	12	1	8,3	8,0
90	+ 4	3	0	3	0	0	2,3
90	+ 11	0	—	—	0	0	—
120	— 15	0	—	—	0	0	—
120	— 5	3	0	3	0	0	4,3
120	— 2	8	2	6	1	16,7	17,0
120	0	8	0	8	1	12,5	17,2
120	+ 2	15	2	13	6	46,1	25,7
120	+ 4	13	0	13	5	38,5	32,0
120	+ 11	5	0	5	0	0	6,2

La vitalité des Tordeuses issues d'œufs réactivés est exprimée de deux façons :

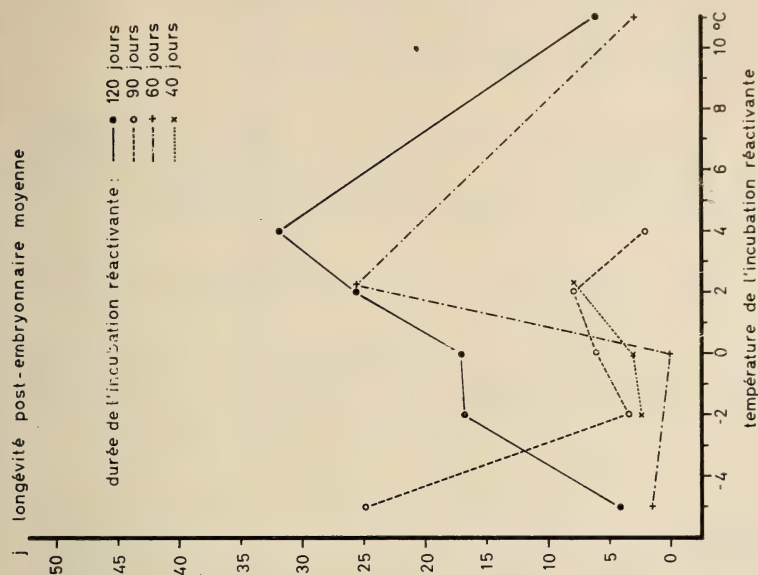


Fig. 14

Longévité post-embryonnaire moyenne en fonction de la température et de la durée de l'incubation réactive.

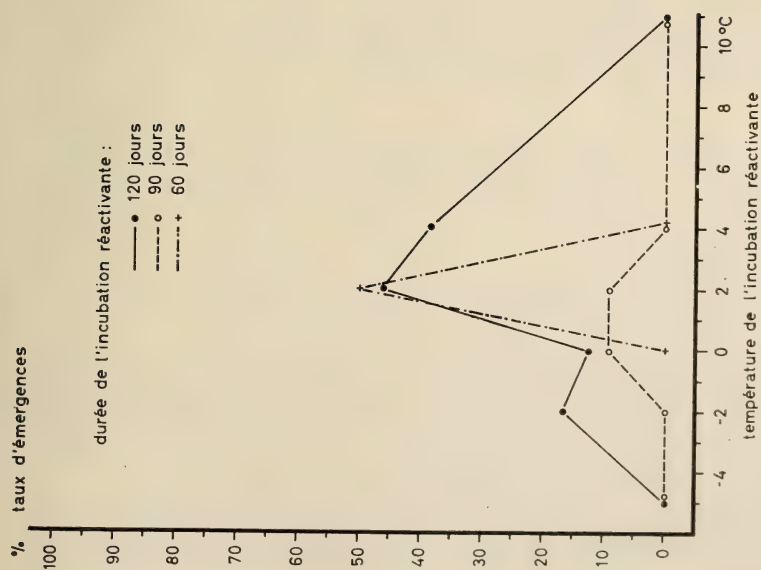


Fig. 13

Taux d'émergences des adultes en fonction de la durée et de la température de l'incubation réactive.



- a) par le pourcentage d'individus arrivés à maturité sexuelle (pourcentage d'adultes ou taux d'émergences);
- b) par la longévité post-embryonnaire moyenne.

3.5.1. *Action de la température et de la durée de l'incubation réactivante (expérience n° 4).* — L'essai consiste à élever, dans les conditions énumérées au paragraphe 3.2.3., les Tordeuses issues de l'expérience n° 1.

Les résultats obtenus sont exprimés dans le tableau X et les figures 13 et 14. Ils permettent de tirer les conclusions suivantes:

- a) Pour une même durée de l'incubation réactivante, les taux d'émergences sont maximaux dans une zone de températures allant de 0 à + 4° C. Il en va de même pour les longévités post-embryonnaires moyennes, à une exception près (— 5° C).
- b) A température réactivante égale, les taux d'adultes et la longévité post-embryonnaire moyenne manifestent une tendance très nette à croître quand la durée de l'incubation réactivante augmente.
- c) Le taux d'émergences maximal (46,1%) est atteint après une incubation réactivante de 120 jours à +2° C. Les longévités post-embryonnaires maximales (25,7 et 32,0 jours) sont obtenues après des incubations réactivantes de 120 jours à +2° et + 4° C. (Incubation initiale: 6 jours à + 20° C).

3.5.2. *Action de la température de l'incubation initiale (expérience n° 5).* — Les Tordeuses issues des œufs réactivés au cours des expériences n° 2 et n° 3 sont élevées dans les conditions énumérées au paragraphe 3.2.3.

L'examen des résultats exprimés sur le tableau XI et les figures 15 et 16 conduit aux constatations suivantes:

- a) Pour une même température de l'incubation initiale, le taux d'émergences et la longévité post-embryonnaire moyenne tendent très nettement, comme dans l'expérience n° 4, à croître quand la durée de l'incubation réactivante augmente.
- b) A incubation réactivante égale, la baisse de la température de l'incubation initiale entraîne, semble-t-il, une faible augmenta-

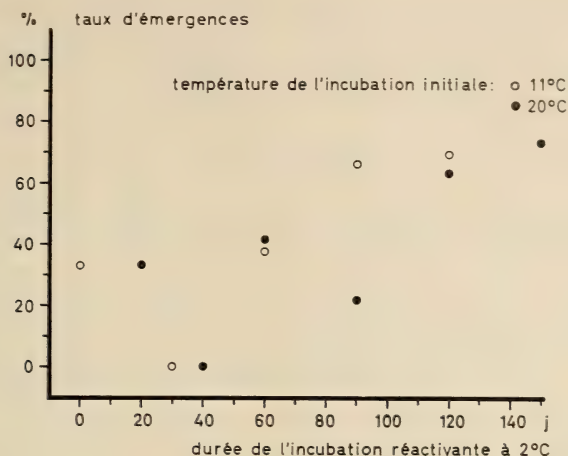


FIG. 15.

Taux d'émergences des adultes en fonction de la température de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$ . Coefficient de corrélation:  $r = 0,74$  (limite de signification de  $r$  pour  $n = 11$ :  $r_s = 0,73$  pour un coefficient de sécurité de 99%).

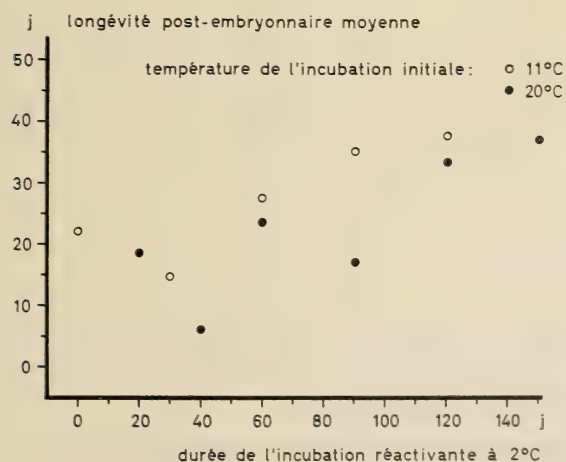


FIG. 16.

Longévité post-embryonnaire moyenne en fonction de la température de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$ . Coefficient de corrélation:  $r = 0,68$  (limite de signification de  $r$  pour  $n = 11$ :  $r_s = 0,60$  pour un coefficient de sécurité de 99%).

tion du pourcentage d'adultes et de la longévité post-embryonnaire moyenne. L'écart est néanmoins si minime qu'il est impossible d'affirmer que les différences ainsi obtenues ne sont pas dues au hasard.

TABLEAU XI

*Influence de la température de l'incubation initiale et de la durée de l'incubation réactivante à + 2° C sur la vitalité post-embryonnaire*

Température de l'incubation initiale en ° C	Durée en jours de l'incubation réactivante à + 2° C	Nombre de chenilles écloses	Nombre d'individus accidentés	Nombre d'individus indemnes	Nombre d'adultes obtenus	Taux d'émergences		Longévité post-embryonnaire moyenne	
						en %	Limites de sécurité (coefficient de sécurité = 95 %)	en jours	Erreur-standard
11	0	3	0	3	1	33,3	—	22,3	16,9
20	20	9	3	6	2	33,3	4,3-77,7	18,5	11,0
11	30	6	2	4	0	0	0 -60,2	14,7	8,3
20	40	4	1	3	0	0	—	6,0	5,0
11	60	16	8	8	3	37,5	8,5-75,5	27,5	8,2
20	60	14	2	12	5	41,5	15,4-70,6	23,5	6,7
11	90	46	9	37	25	67,5	48,8-80,3	34,8	3,1
20	90	28	5	23	5	21,7	7,5-43,4	16,5	4,3
11	120	58	3	55	38	69,2	55,2-80,8	37,6	2,4
20	120	125	19	106	67	63,2	53,8-72,6	33,3	3,6
20	150	97	8	89	65	73,0	62,6-81,9	37,1	1,6

### 3.6. Conclusions

Différentes combinaisons de températures ont été essayées afin d'éliminer la diapause des œufs univoltins de *Zeiraphera griseana*. Il a été ainsi possible de préciser:

- 1) quelles sont les conditions thermiques nécessaires à la reprise du développement.
- 2) quelle influence exerce sur leur vitalité post-embryonnaire un traitement thermo-réactivant appliqué à des embryons en diapause.

Cette étude permet donc de tirer les conclusions suivantes:

- a) Des œufs incubés dès leur ponte à la température constante de  $+ 20^{\circ}\text{C}$  sont, dans l'ensemble, incapables d'évoluer normalement jusqu'à leur éclosion. En effet, dans ces conditions, un taux d'éclosions très faible de 8,0% est enregistré avec une incubation moyenne de 139 à 140 jours.
- b) Les œufs doivent passer par une période de froid, afin de pouvoir reprendre leur développement. En effet, leur diapause n'est éliminée que s'ils subissent une incubation réactivante à la température de  $0^{\circ}$  à  $+ 4^{\circ}\text{C}$ . La température permettant une réactivation optimum est très proche de  $+ 2^{\circ}\text{C}$ .
- c) En outre, le degré d'élimination de la diapause croît avec l'augmentation de la durée de l'incubation réactivante. Dans les conditions de l'expérience, les taux de réactivations les plus élevés sont obtenus après une incubation réactivante de 120 jours au minimum. Cette période permet, par ailleurs, de se faire une idée de l'intensité de la diapause de *Zeiraphera griseana*, intensité qui semble particulièrement élevée. En effet, parmi les espèces étudiées, il en est peu qui nécessitent une incubation réactivante aussi longue (Tableau XII).
- d) L'intensité avec laquelle la diapause s'installe dans l'œuf est fonction de la température de l'incubation initiale. On constate effectivement que, à incubation réactivante égale, une incubation initiale à  $+ 11^{\circ}\text{C}$  entraîne un degré de réactivation plus élevé que ne le fait une incubation initiale de  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .
- e) A réactivation égale (de 60 à 120 jours), la durée de l'incubation complémentaire est fonction de la durée de l'incubation initiale à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ , une incubation initiale « courte » (3 à 6 jours) induisant une incubation complémentaire plus brève que ne le fait une incubation initiale « longue » (15 à 40 jours). En outre, l'incubation complémentaire qui résulte d'une incubation initiale de 11 à 55 jours à  $+ 11^{\circ}\text{C}$  est caractérisée par une durée moyenne de valeur intermédiaire entre celles produites par des incubations initiales « courtes » et « longues » à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .
- f) La vitalité post-embryonnaire des Tordeuses issues d'œufs réactivés est fonction de la température réactivante. La vitalité optimale est réalisée après une réactivation de  $+ 2^{\circ}$  à  $+ 4^{\circ}\text{C}$ .



TABLEAU XII

Tableau comparatif des incubations réactivantes entraînant l'élimination de la diapause chez différentes espèces

Espèce	Ordre	Stade de diapause	Incubation initiale		Incubation réactivante		Incubation complémentaire		Pourcentage de reprise du développement	Auteur
			Temp. °C	Durée en jours	Temp. °C	Durée en jours	Temp. °C	Durée en jours		
<i>Mimas tiliae</i> . . . . .	Lép.	N	25	—	+	3	25	12-17	100	HIGHNAM, 1958
<i>Melanoplus bivittatus</i> .	Orth.	O	25	16	+	5	25	6-25	100	CHURCH and SALT, 1952
<i>Nephotetix bipunctatus cincticeps</i> . . . . .	Hom.	L	20	—	+	10	20	3-10	100	KISIMOTO, 1959
<i>Austroiceles cruciata</i> . .	Orth.	O	—	—	+	10	25	—	100	ANDREWARtha, 1943
<i>Locusta migratoria</i> . . .	Orth.	O	25	60	+	8	33	10-11	82,6	LE BERRE, 1953
<i>Phaneroptera quadripunctata</i> . . . . .	Orth.	O	—	—	0	0	35	15	80,5	CHAUVIN, 1943
<i>Pieris rapae</i> . . . . .	Lép.	N	—	—	+	5	26	7	100	MASAKI, 1955
<i>Manestra brassicae</i> . . .	Lép.	N	20	—	+	5	20	20-50	90-100	BONNEMAISON, 1960
<i>Lymantria dispar</i> . . . .	Lép.	O	26	—	+	5	26	—	100	MASAKI, 1956
<i>Dendroctonus pseudotsugae</i> . . . . .	Col.	I	24	120	+	5,6	24	14	100	RYAN, 1959
<i>Cephus cinctus</i> . . . . .	Hym.	L	—	—	+	10	25	—	95	SALT, 1947
<i>Mormoniella vitripennis</i>	Hym.	L	—	—	+	3	—	—	95	SCHNEIDERMAN and HORWITZ, 1958
<i>Malacosoma americana</i> .	Lép.	O	24	42	—	4	24	5	90-98	BUCHER, 1959
<i>Bombyx mori</i> . . . . .	Lép.	O	25	30	+	7	22,5	—	95	MUROGA, 1951
<i>Zeiraphera griseana</i> . . .	Lép.	O	11	14-55	+	2	20	18,3	96,6	Présent travail
<i>Agrotis orthogonia</i> . . .	Lép.	O	25	114	0	0	20	2-7	95-100	JACOBSON, 1962
<i>Bupalus piniarius</i> . . . .	Lép.	N	25	—	+	3	25	20	90	SCHOONHOVEN, 1962
<i>Rhagoletis cerasi</i> . . . .	Dip.	N	—	—	+	4	22	20	100	WIESMANN, 1950

L = Larve. N = Nympe. I = Imago. O = œuf.

- g) Un allongement de la durée de l'incubation réactivante à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , dans les limites de l'expérience (0 à 150 jours), a pour conséquence une nette augmentation de la vitalité post-embryonnaire.
- h) A incubation réactivante égale, la baisse de la température de l'incubation initiale entraîne, semble-t-il, une faible augmentation de la vitalité post-embryonnaire.

#### 4. ÉTUDE DE L'EMBRYOGENÈSE DE *ZEIRAPHERA GRISEANA*

##### 4.1. Généralités

On sait que le développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana* s'arrête au stade de la bandelette germinative (МАКСЫМОВ, 1959). Le but de cette étude est de compléter cette information de façon à obtenir le plus de renseignements possible sur le stade de diapause des œufs de la Tordeuse du mélèze. Il importe également de savoir:

- a) à quel moment débute la diapause,
- b) comment évoluent les œufs, au point de vue morphologique, pendant la période de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ ,
- c) quand débute la reprise du développement.

Par ailleurs, l'embryogenèse des Tortricides n'étant connue que par quatre publications (HUIE, 1918; GASOW, 1925; WIESMANN, 1935; STAIRS, 1960), il a semblé intéressant d'étudier les phases du développement de *Zeiraphera griseana* de façon à pouvoir les comparer avec celles des Lépidoptères et surtout des autres Tortricides étudiés jusqu'à présent.

Pour cela, deux méthodes ont été utilisées:

- a) La microtomisation d'œufs fixés à un âge déterminé.
- b) La confection de préparations microscopiques au moyen d'embryons entiers, extirpés d'œufs fixés à un stade précis de leur développement.

## 4.2. *Technique microscopique*

4.2.1. *Fixation.* — Les œufs destinés à être fixés sont incubés à  $+ 20^{\circ}$  C, puis disposés dans de petits tubes à fond plat fermés par un bouchon de liège. Lors d'un changement de liquide, il suffit de verser la substance à éloigner dans un récipient quelconque, tandis que les œufs restent parfaitement groupés au fond du tube.

La fixation se fait pendant 1 heure à  $+ 60^{\circ}$  C, puis durant 6 heures à température ambiante, au moyen du liquide de Petrunkevitch, mélange d'eau (300 ml), d'alcool absolu (200 ml), d'acide acétique glacial (90 ml), d'acide nitrique concentré (10 ml) et de sublimé corrosif (jusqu'à saturation) (LANGERON, 1949). Ce fixateur convient particulièrement bien aux œufs riches en vitellus de la Tordeuse.

La fixation terminée, les œufs séjournent environ 6 heures dans l'alcool iodé<sup>1</sup> de façon à éliminer toute trace de sublimé pouvant compromettre les colorations des coupes.

Les œufs passent ensuite dans l'alcool à 70% où ils peuvent se conserver jusqu'à 6 mois.

4.2.2. *Inclusion.* — L'inclusion se fait par le procédé légèrement modifié de Peterfi à la paraffine-celloïdine (PANTIN, 1962).

Il est indispensable de débarrasser auparavant les œufs de leur chorion peu perméable aux liquides. Ce prélèvement se fait aisément, dans l'alcool à 70%, sous la loupe binoculaire, avec une pince fine et une aiguille emmanchée.

Les œufs passent ensuite par les liquides suivants:

1. Alcool à 80%: 15 min.
2. Alcool à 90%: 15 min.
3. Alcool à 96%: 30 min. (renouveler 1 fois)
4. Alcool absolu: 30 min. (renouveler 1 fois, puis laisser dans le tube une couche de 2 à 3 mm).

---

<sup>1</sup> L'alcool iodé se prépare de la façon suivante: dans 100 ml d'alcool absolu, dissoudre 2 g d'iode et 3 g d'iodure de potassium. Ajouter une certaine quantité de cette solution à de l'alcool à 70% jusqu'à obtention de la couleur brune du cognac (LANGERON, 1949).

5. Benzoate de méthyle-celloïdine à 1%: introduire le liquide sous la couche d'alcool absolu avec une pipette. Les œufs restent tout d'abord dans l'alcool puis tombent lentement au fond, dans le benzoate, en devenant translucides.
6. Benzoate de méthyle-celloïdine à 1%: au minimum 15 min.
7. Benzoate de méthyle-celloïdine à 1%: au minimum 3 heures. (Les œufs se conservent pratiquement indéfiniment dans ce liquide).
8. Benzoate de méthyle-celloïdine à 1% + 20% de benzol: 5 min.
9. Benzoate de méthyle-celloïdine à 1% + 40% de benzol: 5 min.
10. Benzol: 10 min. (renouveler 1 fois, puis verser le benzol avec les œufs dans un godet en aluminium qui est ensuite placé dans une étuve à + 60° C pendant 5 min.).
11. Ajouter le même volume de paraffine (point de fusion: + 58° C): 10 min.
12. Paraffine (point de fusion: + 58° C): 1 à 2 heures.
13. Paraffine (point de fusion: + 58° C): 12 heures.

4.2.3. *Orientation des œufs.* — Le godet contenant la paraffine en fusion et les œufs est placé sur une platine chauffante électrique portée à + 60° C. Les œufs sont alignés dans le godet au moyen d'une aiguille emmanchée, préalablement réchauffée avec un brûleur à alcool ou un bec Bunsen. L'opération est contrôlée avec une loupe binoculaire montée sur un bras mobile.

4.2.4. *Coloration des œufs.* — Les coupes, d'une épaisseur de 6 ou 8 microns, sont colorées à l'hémalun acide de Mayer avec l'éosine comme contraste, et montées au Caedax après déshydratation.

4.2.5. *Préparations totales.* — Les œufs destinés aux préparations totales sont fixés à chaud au liquide de Petrunkevitch, passés à l'alcool iodé, puis débarrassés de leur chorion, exactement comme les œufs destinés à être coupés. Ils sont soumis ensuite aux traitements suivants:

1. Alcool à 70%



2. Eau distillée: 5 min.
3. Hémalun acide de Mayer: 3 min.
4. Eau ordinaire: 15 min.
5. Acide chlorhydrique à 0,1% jusqu'à ce que le vitellus soit à peu près décoloré.
6. Eau ordinaire: 15 min.
7. Alcool à 70%: sous la loupe binoculaire, les embryons colorés en bleu sont débarrassés du vitellus qui les entoure et qui en gêne l'observation. Cette opération s'accomplit à l'aide de pinces fines et d'une aiguille (« minutie ») emmanchée dans un bâton de verre.
8. Les embryons sont déshydratés dans l'éthyl-glycol (cellosolve): 5 min.
9. Xylol: 5 min.
10. Montage au Caedax.

Les préparations totales permettent de suivre facilement l'évolution morphologique externe des embryons et particulièrement le développement des appendices.

#### 4.3. *Morphologie de l'œuf*

L'œuf de la Tordeuse du mélèze, de type centrolécithe, se présente sous la forme d'un ellipsoïde dont les dimensions sont les suivantes:

Longueur: 650 $\mu$

Largeur: 500 $\mu$

Épaisseur: 350 $\mu$

Le poids d'un œuf, au moment de la ponte, est de 0,6 mg en moyenne. Cette valeur varie d'ailleurs au cours de l'évolution embryonnaire. De la ponte à la fin de la diapause, en effet, l'œuf peut perdre jusqu'à un quart de son poids. Lors de la ponte, l'œuf est de couleur jaune canari. Au bout d'une semaine, la séreuse se charge de pigments et donne à l'œuf une teinte générale orange.

Le chorion, sécrété par l'épithélium folliculaire des ovarioles, est une enveloppe souple mais résistante, transparente et épaisse

d'environ  $3\mu$ . Sa surface externe est marquée par un réseau sinueux plus ou moins régulier qui n'est autre que l'empreinte des cellules de l'épithélium folliculaire (Fig. 17).

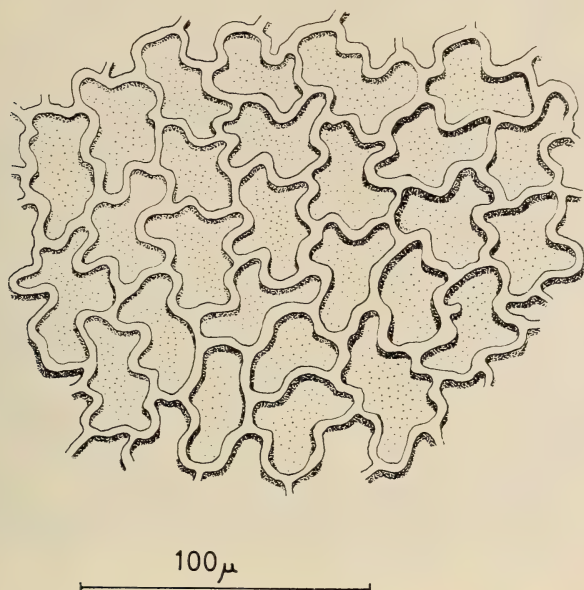


FIG. 17.

Aspect superficiel du chorion marqué de l'empreinte des cellules de l'épithélium folliculaire.

#### 4.4. Développement embryonnaire

4.4.1. *L'œuf au moment de la ponte.* — Immédiatement sous le chorion, se trouve une fine enveloppe, la membrane vitelline, qui recouvre directement le périplasme, épais d'environ  $10\mu$ . Celui-ci est relié à l'intérieur de l'œuf par le fin réseau du réticuloplasme, dans les mailles duquel se trouve le deutoplasme ou vitellus constitué principalement par de petites sphères fortement acidophiles, les globules vitellins.

Il n'a pas été possible de suivre les premières phases de l'embryogenèse depuis la fécondation jusqu'au début de la segmentation. Il convient de préciser également que toutes les phases du développement telles qu'elles sont décrites se sont déroulées à  $+20^{\circ}\text{C}$  sauf la réactivation qui s'est effectuée à  $+2^{\circ}\text{C}$ .

4.4.2. *La segmentation.* — Les premières divisions nucléaires de l'œuf fécondé sont synchrones. Les noyaux de segmentation, entourés chacun d'un îlot cytoplasmique, semblent disposés sans ordre au sein du vitellus. Dès la quatrième heure, il est possible d'observer

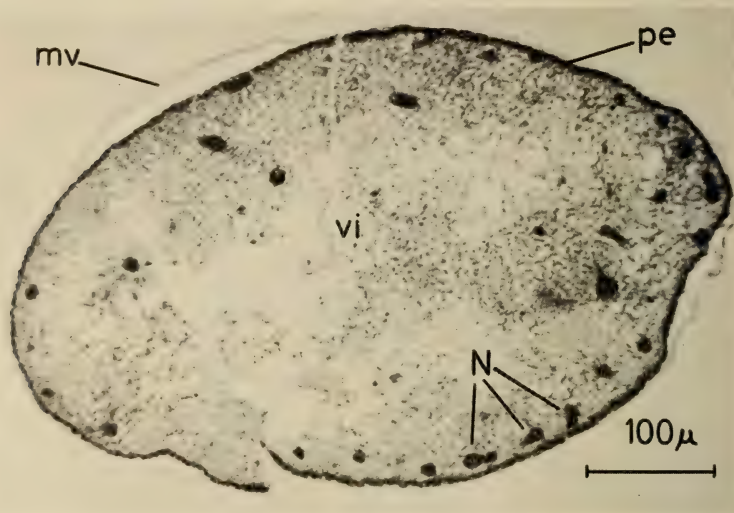


FIG. 18.

Age: 4 heures. — Coupe à travers un œuf montrant des noyaux de segmentation près d'atteindre le périplasma.

*mv*: membrane vitelline

*pe*: périplasma

*N*: noyaux de segmentation

*vi*: vitellus.

leur migration vers le périplasma. Ils arrivent à proximité de celui-ci tout d'abord dans la région postérieure de l'œuf (Fig. 18 et 19). Au bout de 12 heures, les noyaux ont tous pénétré dans le périplasma et constituent le blastoderme (Fig. 20).

4.4.3. *Formation de l'embryon et de ses enveloppes.* — L'ébauche embryonnaire, ou bandelette germinative, se forme aux dépens du blastoderme, à partir de la dix-huitième heure. Elle apparaît sous l'aspect d'une sorte de « ceinturon » de 170  $\mu$  de large, enserrant la zone équatoriale de l'œuf (Fig. 21, 22 et 27 A). Les cellules dont elle est constituée deviennent de plus en plus columnaires. Les autres cellules du blastoderme s'aplatissent pour former la séreuse, qui recouvre peu à peu la bandelette germinative, l'isolant ainsi de

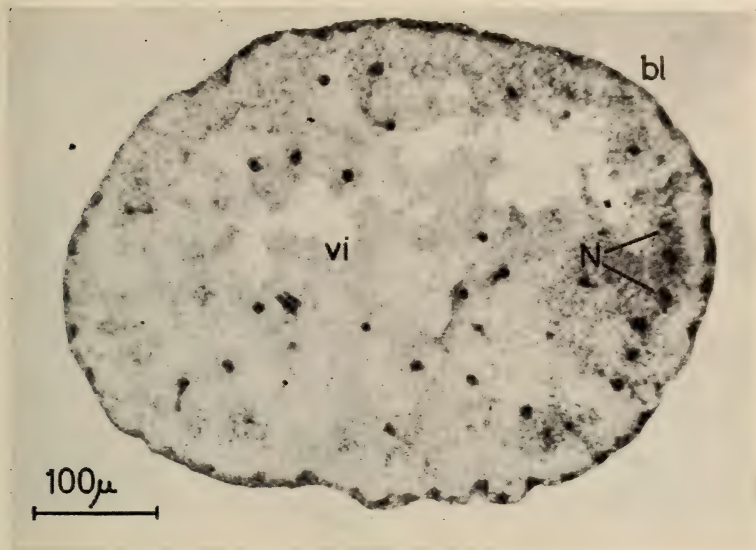


FIG. 19.

Age: 6 heures. — Coupe montrant le blastoderme en train de se former: les noyaux de segmentation n'ont pas encore tous atteint le périplasme.

*bl*: blastoderme en formation

*N*: noyaux de segmentation

*vi*: vitellus.

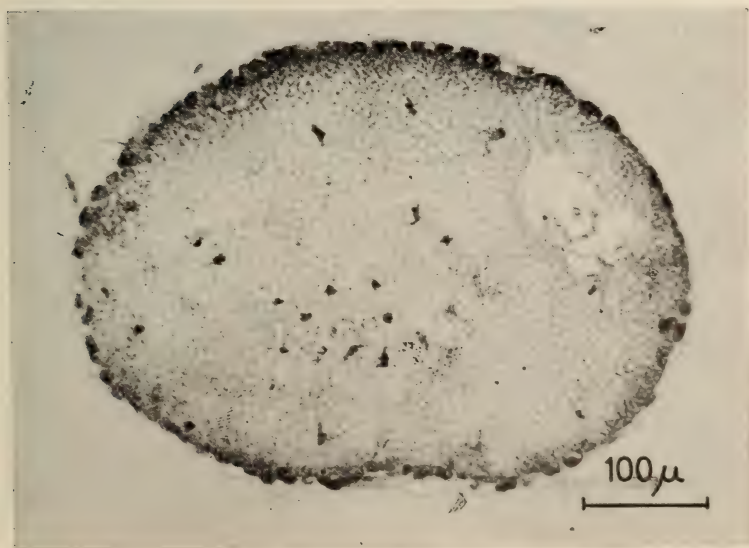


FIG. 20.

Age: 12 heures. — Coupe à travers un œuf montrant un blastoderme terminé.



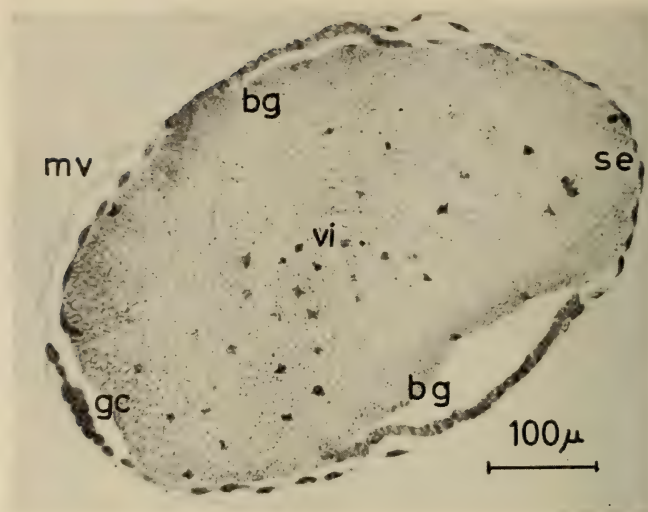


FIG. 21.

Age: 32 heures. — Coupe montrant la différenciation de la bandelette germinative (« ceinturon »), de la séreuse et des cellules germinales.

*bg*: bandelette germinative

*se*: séreuse

*gc*: cellules germinales

*vi*: vitellus.

*mv*: membrane vitelline

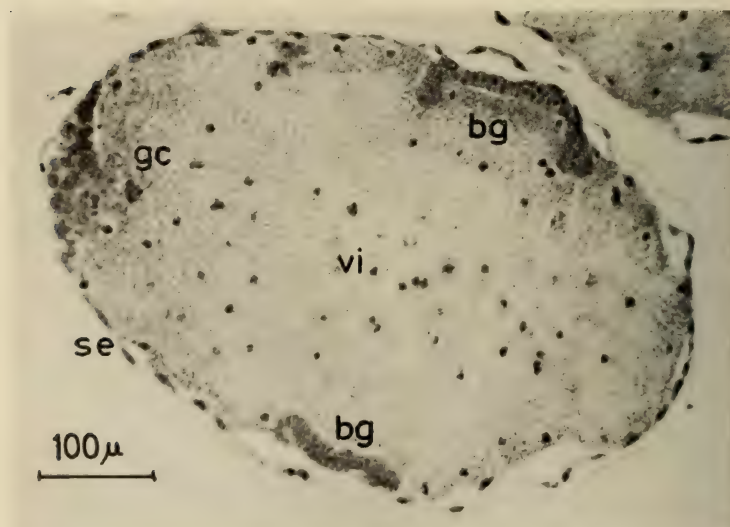


FIG. 22.

Age: 18 à 36 heures. — Coupe montrant la bandelette germinative différenciée (« ceinturon »).

*bg*: bandelette germinative

*se*: séreuse

*gc*: cellules germinales

*vi*: vitellus.

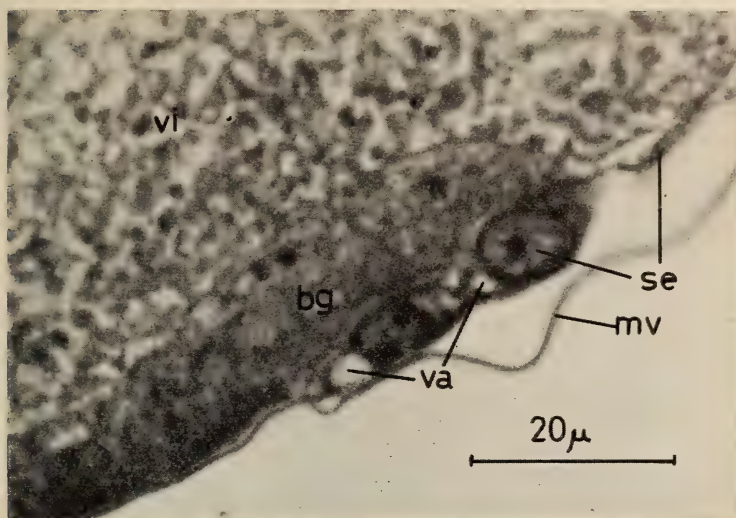


FIG. 23.

Age: 20 heures. — Coupe montrant la séreuse en train de recouvrir la bandelette germinative et de la séparer de la membrane vitelline.

*bg*: bandelette germinative      *va*: vacuoles caractéristiques des cellules  
*mv*: membrane vitelline      de la séreuse  
*se*: séreuse      *vi*: vitellus.

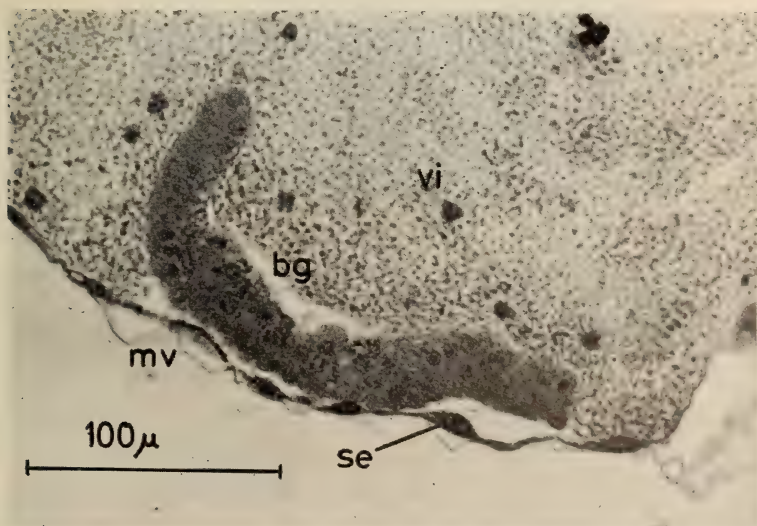


FIG. 24.

Age: 20 heures. — Coupe montrant la séreuse achevée.

*bg*: bandelette germinative      *se*: séreuse  
*mv*: membrane vitelline      *vi*: vitellus.

l'extérieur (Fig. 23 et 24). Les cellules aplaties de la séreuse sont pourvues de grosses vacuoles qui les distinguent de celles de la bandelette germinative. Pendant ce temps, à l'un des pôles de l'œuf, les blastomères prolifèrent en un amas de cellules à gros noyaux, les cellules germinales.

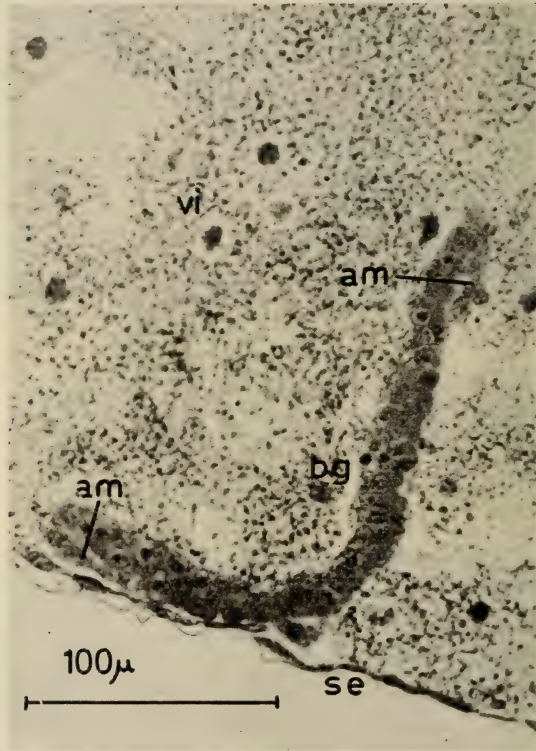


FIG. 25.

Age: 20 heures. — Coupe montrant l'amnios en formation.

*am*: amnios

*bg*: bandelette germinative

*se*: séreuse

*vi*: vitellus.

En outre, vers la vingtième heure, la seconde enveloppe embryonnaire, l'amnios, commence à se former à la périphérie de la bandelette germinative. Ce n'est tout d'abord qu'un petit repli, qui s'étend peu à peu et qui finit par isoler complètement, du côté ventral, l'ébauche embryonnaire du vitellus (Fig. 25).



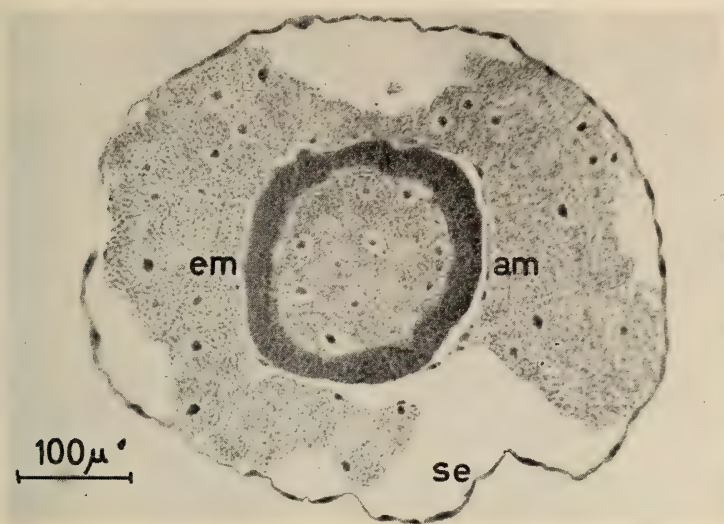


FIG. 26.

Age: 46 heures. — Coupe montrant le stade « cupule »  
de la bandelette germinative.

am: amnios

em: embryon (stade « cupule »)

se: séreuse.

Au même moment, l'embryon quitte la surface de l'œuf et s'enfonce dans le vitellus. Il se contracte fortement et replie dorsalement ses bords de façon à former, vers la trente-sixième heure, une sorte de godet ou de « cupule » (Fig. 26 et 27) qui persistera jusqu'à la cinquante-huitième heure. Pendant cette période également, le vitellus se cloisonne pour former des cellules vitellines plurinucléées ayant chacune un diamètre d'environ  $80\ \mu$  (Fig. 26). Dès la cinquante-huitième heure, l'embryon tourne de quatre-vingt-dix degrés autour de son axe longitudinal, s'allonge en s'enroulant sur lui-même et en s'amincissant d'avant en arrière, pour prendre plus ou moins l'aspect général et la position qui seront les siens durant la diapause (Fig. 27 F et 28).

4.4.4. *Métamérisation et gastrulation.* — Les segments de l'embryon se forment dès la soixantième heure. Mais ils n'apparaissent pas tous en même temps. Les régions thoraciques et céphaliques



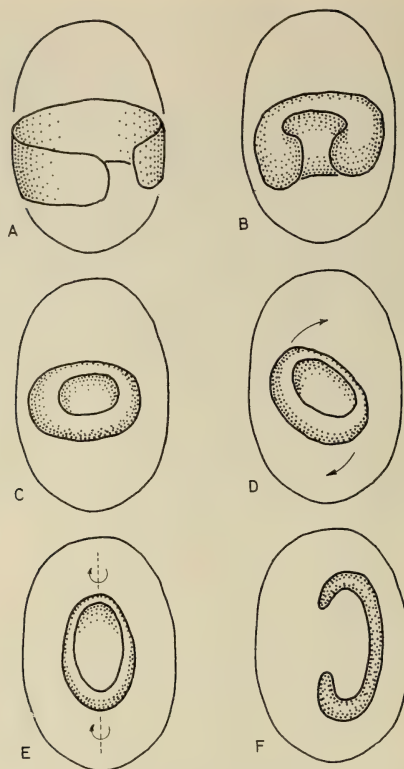


FIG. 27.

- A:* Stade « ceinturon » (18 à 36 heures.)  
*B:* Embryon en train de pénétrer, en se recroquevillant, dans le vitellus.  
*C:* Stade « cupule » (36 à 58 heures).  
*D et E:* Mouvements de rotation et allongement de l'embryon.  
*F:* Aspect et position définitifs de l'embryon (86 à 3100 heures).

sont les premières à être métamérisées. La zone abdominale se métamérise ensuite peu à peu d'avant en arrière, durant une période qui va de la soixante-deuxième à la quatre-vingt-huitième heure. A ce moment, la métamérisation est complète et l'on distingue très facilement le procéphalon, le gnathocéphalon composé des segments mandibulaire, maxillaire et labial, le macrosomite thoracique et ses trois segments, et enfin le macrosomite abdominal pourvu de onze segments, le onzième étant le telson.

La gastrulation se fait pratiquement en même temps que la métamérisation et suivant le même ordre: l'endomésoderme, ou

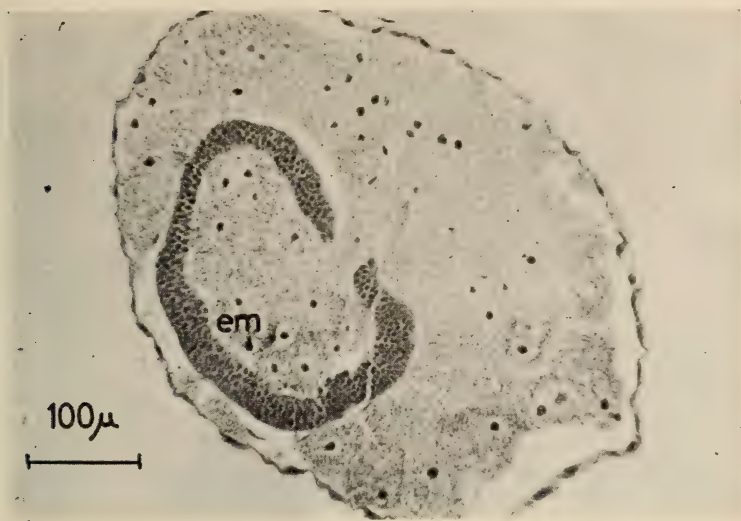


FIG. 28.

Age: 60 heures. — Coupe sagittale montrant l'embryon ayant accompli la première phase de la blastocinèse.

*em*: embryon.

hypoblaste, qui se forme par invagination (fig. 29, 30, 31, et 35) apparaît tout d'abord dans les zones thoracique et céphalique puis dans la région abdominale, d'abord dans les premiers segments, puis de métamère en métamère, jusqu'au telson. A ce moment, le feuillet inférieur ou hypoblaste n'est pas encore différencié en endoderme et en mésoderme. On retrouve les cellules germinales localisées dans l'hypoblaste des troisième, quatrième, cinquième et sixième métamères abdominaux. Elles sont facilement reconnaissables, sur les préparations, à leur cytoplasme peu coloré et à leur gros noyau (Fig. 36).

Les ébauches des appendices ne sont pas encore apparentes.

4.4.5. *Le stade de diapause.* — Au moment où la métamérisation et la gastrulation sont terminées, (vers la quatre-vingt-sixième heure), le stade de diapause est atteint (Fig. 33, 34, 36, 37 et 38) et pendant une longue période (150 jours environ) la forme des embryons ne varie plus. L'activité mitotique, de plus en plus faible, persiste néanmoins jusqu'à la cent trentième heure, date qui peut

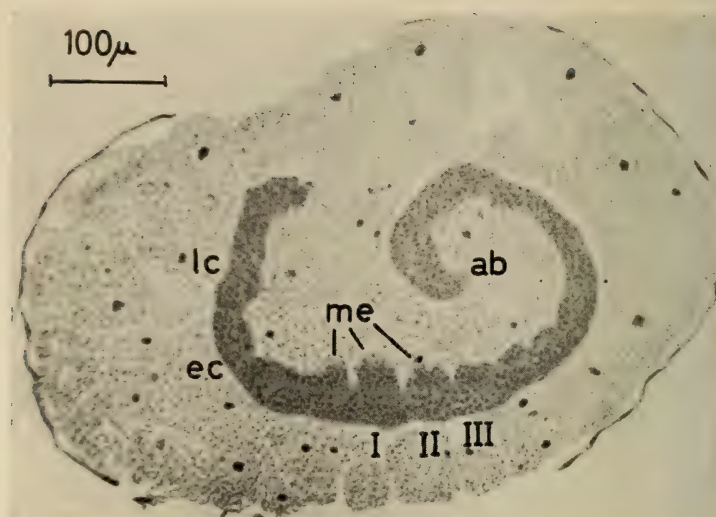


FIG. 29.

Age: 62 heures. — Coupe sagittale montrant l'embryon en train de se métamorphoser et de réaliser la gastrulation. La plupart des segments abdominaux ne sont pas encore différenciés.

*I, II, III*: segments thoraciques

*ab*: abdomen

*ec*: ectoderme

*lc*: lobe céphalique

*me*: endo-mésoderme ou hypoblaste.



FIG. 30.

Age: 62 heures. — Coupe transversale au niveau du thorax montrant le début de la formation de l'hypoblaste par invagination.

*am*: amnios

*cv*: cellule vitelline

*ec*: ectoderme

*me*: endo-mésoderme ou hypoblaste.

*sg*: sillon gastrulaire.





FIG. 31.

Age: 66 heures. — Coupe transversale au niveau du thorax montrant la différenciation de l'hypoblaste.

*am*: amnios

*ec*: ectoderme

*me*: hypoblaste

*sg*: sillon gastrulaire

*vi*: vitellus.

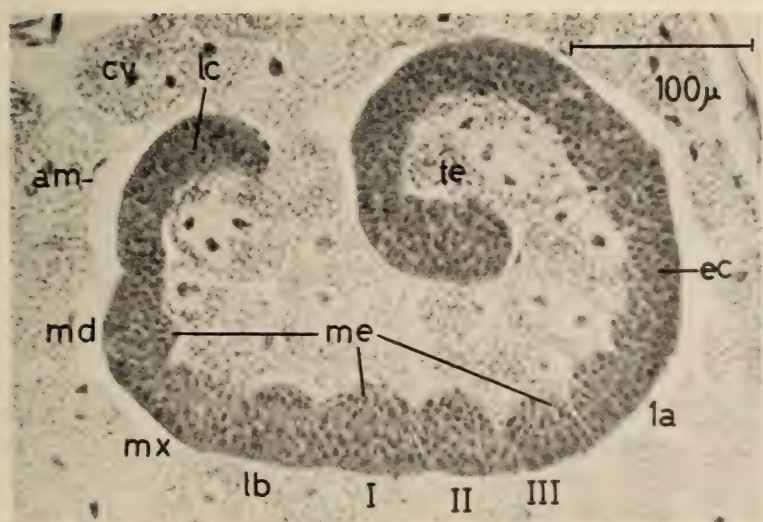


FIG. 32.

Age: 76 heures. — Coupe sagittale montrant un embryon n'ayant encore achevé ni sa métamérisation, ni sa gastrulation au niveau de l'abdomen.

*I, II, III*: métamères thoraciques

*1a*: premier métamère abdominal

*am*: amnios

*cv*: cellule vitelline

*ec*: ectoderme

*lb*: segment labial

*lc*: lobe céphalique

*md*: segment mandibulaire

*me*: hypoblaste

*mx*: segment maxillaire

*te*: telson.



être considérée, au point de vue morphologique, comme le début de la diapause.

Il est donc possible de définir le stade de diapause des embryons de *Zeiraphera griseana* de la façon suivante :

- a) La métamérisation de la bandelette germinative est complète : on distingue fort bien un procéphalon, trois métamères constituant le gnathocéphalon (segments mandibulaire, maxillaire et labial), trois métamères thoraciques et onze segments abdominaux (le dernier étant le telson).
- b) La gastrulation est terminée. L'embryon possède un feuillet ectodermique et un feuillet endomésodermique qui n'est pas encore différencié en endoderme et en mésoderme.
- c) Il n'y a pas encore de sacs coelomiques.
- d) Les appendices ne sont pas encore visibles.
- e) Les cellules germinales sont localisées dans l'hypoblaste des troisième, quatrième, cinquième et sixième métamères abdominaux.

4.4.6. *Evolution de l'embryon durant la période de réactivation par le froid.* — Ainsi qu'on l'a démontré au chapitre 3, la diapause embryonnaire est éliminée par un séjour de 120 à 150 jours à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ . Les coupes faites durant cette période montrent, sans exception, jusqu'aux environs de 130 jours, des embryons morphologiquement en diapause. Au-delà, le développement reprend très lentement, bien que la température ( $+ 2^{\circ}\text{C}$ ) à laquelle les œufs sont soumis soit inférieure au seuil théorique de développement ( $+ 7^{\circ}$  à  $+ 8^{\circ}\text{C}$ ). En effet, des œufs réactivés pendant 153 jours contiennent des embryons en pleine évolution montrant, par exemple, des appendices en train de se différencier, des neuroblastes bien visibles et un début d'invagination du stomodeum et du proctodeum. Après 216 jours de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , le développement est tel que la plupart des œufs contiennent de jeunes chenilles apparemment prêtes à éclore, ce que d'ailleurs elles ne peuvent faire à cette température.

4.4.7. *La reprise du développement après la réactivation.* — Des œufs dont la diapause est terminée, après une période de réactiva-

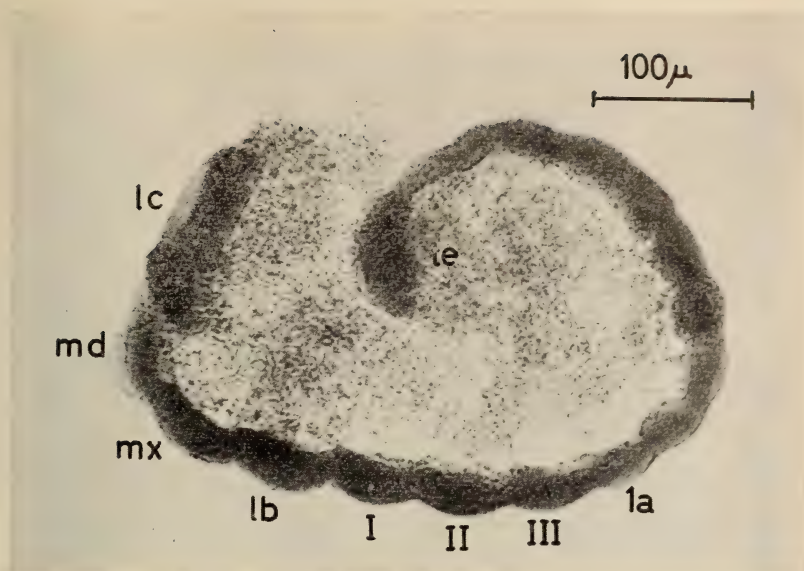


FIG. 33.

Age: 86 heures. — Préparation totale d'un embryon ayant achevé métamérisation et gastrulation. Le stade de diapause est atteint mais la diapause n'a pas encore commencé.

*I, II, III*: segments thoraciques

*Ia*: premier segment abdominal

*lb*: segment labial

*lc*: lobe céphalique

*md*: segment mandibulaire

*mx*: segment maxillaire.

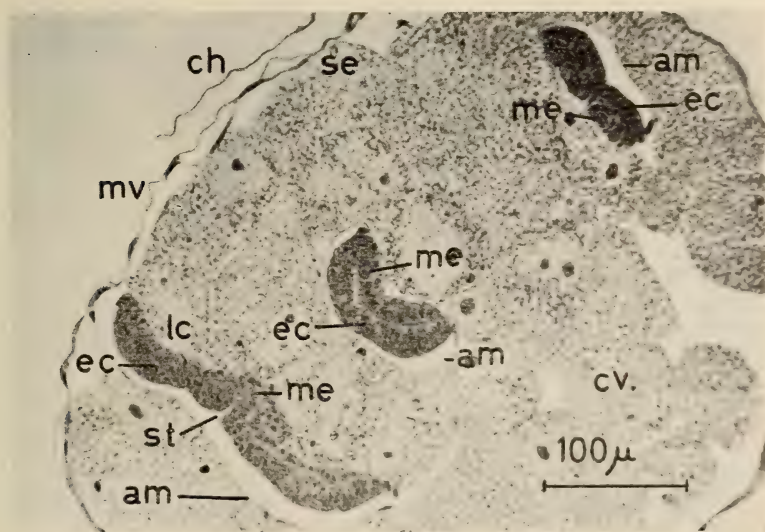


FIG. 34.

Age: 108 heures. — Coupe transversale à travers un embryon ayant achevé métamérisation et gastrulation.

*am*: amnios

*ch*: chorion

*cv*: cellule vitelline

*ec*: ectoderme

*lc*: lobe céphalique.

*me*: hypoblaste

*mv*: membrane vitelline

*se*: séreuse

*st*: stomodaeum.



FIG. 35

Age: 108 heures. — Coupe transversale à travers l'abdomen d'un embryon ayant achevé métamérisation et gastrulation.

*ec*: ectoderme

*me*: hypoblaste

*sg*: sillon gastrulaire.

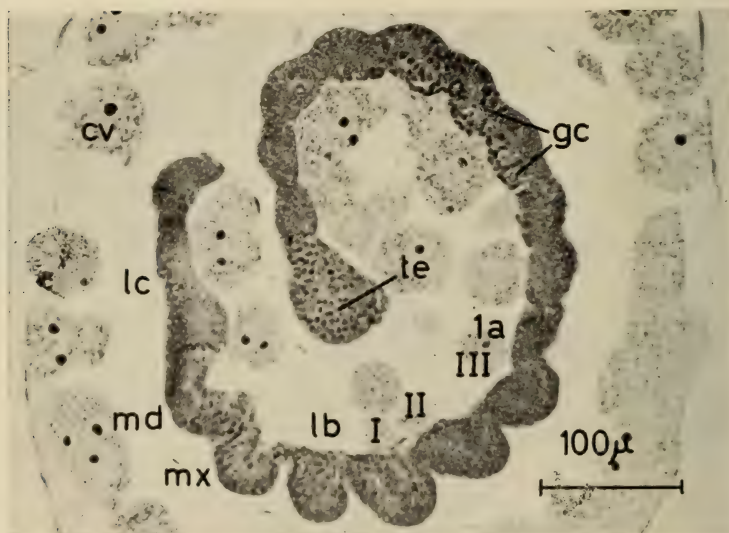


FIG. 36.

Age: 10 jours. — Coupe sagittale d'un embryon en diapause.

*I, II, III*: segments thoraciques

*1a*: premier segment abdominal

*cv*: cellule vitelline

*gc*: cellules germinales

*lb*: segment labial

*lc*: lobe céphalique

*md*: segment mandibulaire

*mx*: segment maxillaire

*te*: telson





FIG. 37.

Age: 100 jours. — Coupe sagittale d'un embryon en diapause incubé à la température constante de  $+20^{\circ}\text{C}$ .

*I, II, III*: segments thoraciques

*Ia*: premier segment abdominal

*am*: amnios

*ec*: ectoderme

*lb*: segment labial

*lc*: lobe céphalique

*md*: segment mandibulaire

*me*: hypoblaste

*mx*: segment maxillaire

*te*: telson.

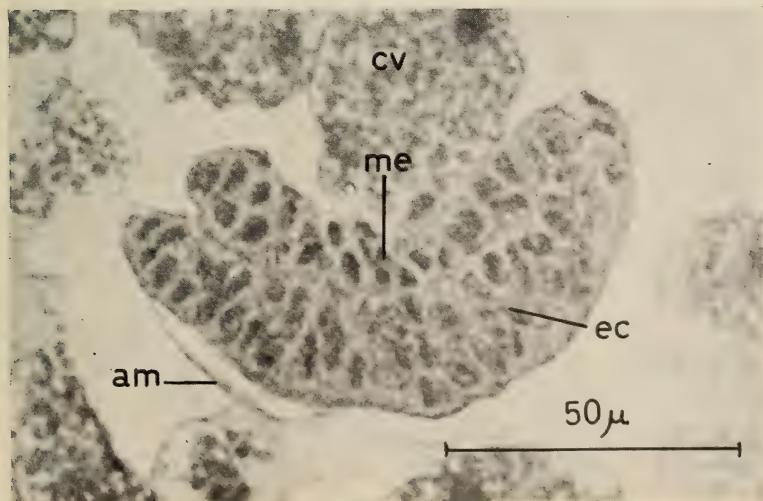


FIG. 38.

Age: 100 jours. — Coupe transversale au niveau de l'abdomen d'un embryon en diapause.

*am*: amnios

*cv*: cellule vitelline

*ec*: ectoderme

*me*: hypoblaste.



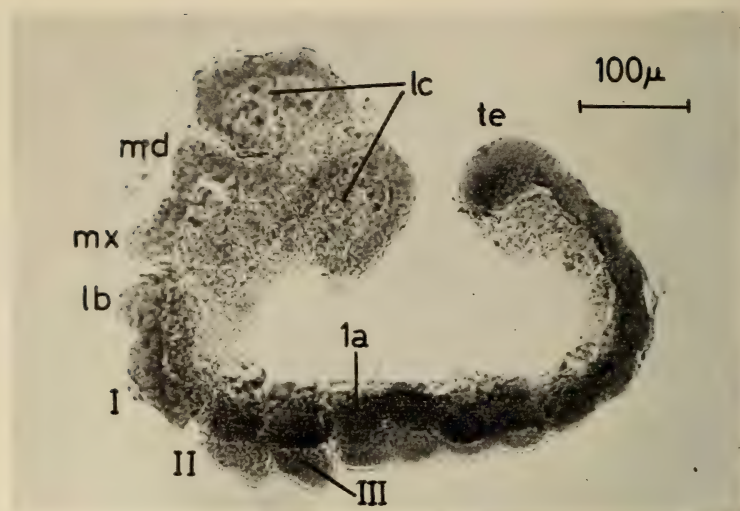


FIG. 39.

Age: 210 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours. — Préparation totale d'un embryon dont la diapause a été éliminée. Le développement a déjà repris à + 2° C. Les ébauches des appendices sont en train de se former.

*I, II, III*: segments thoraciques

*1a*: premier segment abdominal

*lb*: segment labial

*lc*: lobes céphaliques

*md*: segment mandibulaire

*mx*: segment maxillaire

*te*: telson.

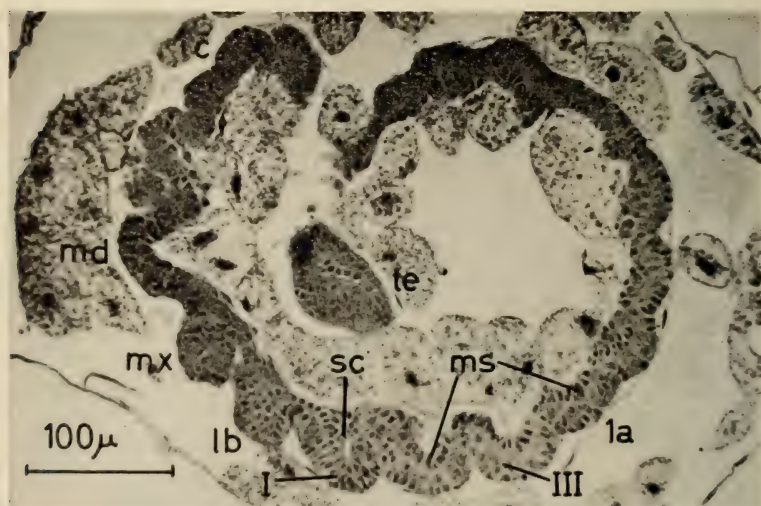


FIG. 40.

Age: 210 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours. — Coupe sagittale d'un embryon dont la diapause a été éliminée. Le développement a déjà repris à + 2° C.

*I, II, III*: segments thoraciques

*1a*: premier segment abdominal

*lb*: segment labial

*lc*: lobe céphalique

*md*: segment mandibulaire

*ms*: mésoderme

*mx*: segment maxillaire

*sc*: sac coelomique

*te*: telson.

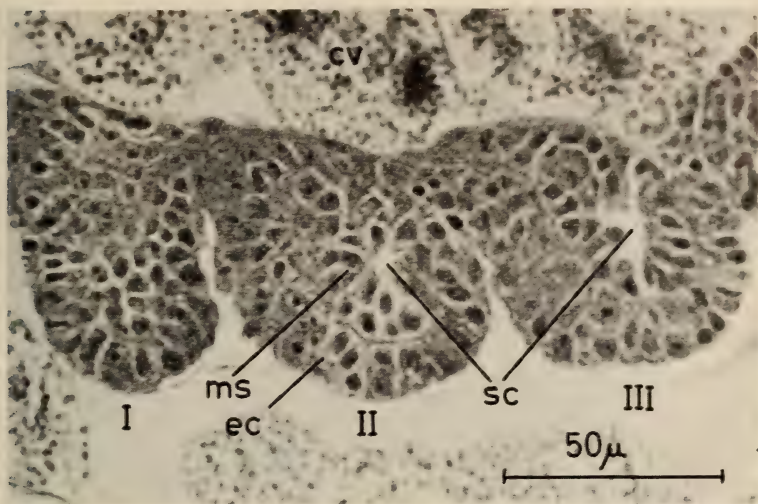


FIG. 41.

Age: 210 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours. — Coupe sagittale dans la région du thorax. Le développement a repris et les sacs coelomiques sont visibles.

*I, II, III*: segments thoraciques  
*cv*: cellule vitelline  
*ec*: ectoderme

*ms*: mésoderme  
*sc*: sacs coelomiques.

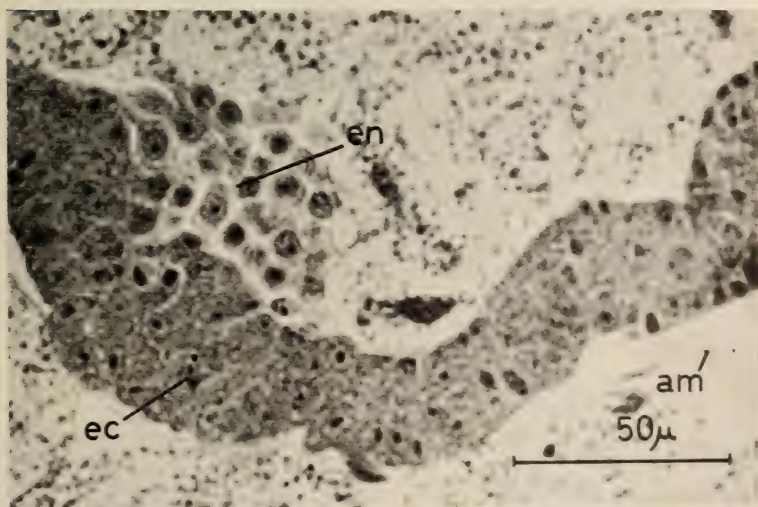


FIG. 42.

Age: 210 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours. — Coupe sagittale dans la région de la tête montrant l'ébauche polaire antérieure de l'endoderme.

*am*: amnios

*ec*: ectoderme

*en*: ébauche polaire antérieure de l'endoderme.



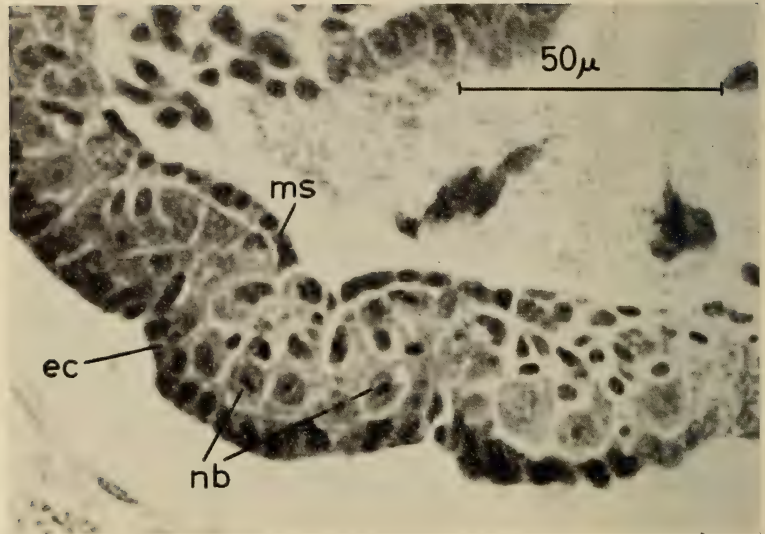


FIG. 43.

Age: 210 jours et 12 heures; durée de la réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ : 12 heures. — Coupe sagittale dans la région du thorax montrant les neuroblastes en train de se différencier.

*ec*: ectoderme

*ms*: mésoderme

*nb*: neuroblastes.

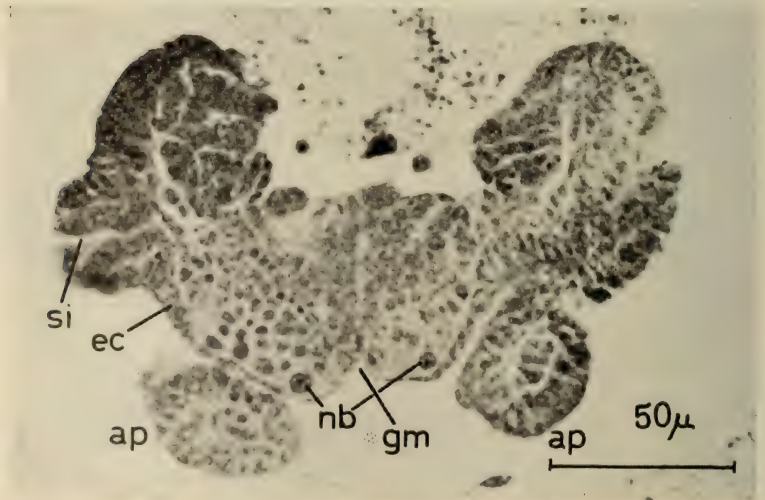


FIG. 44.

Age: 210 jours et 12 heures; durée de la réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ : 12 heures. — Coupe transversale au niveau du thorax.

*ap*: ébauches d'appendices

*ec*: ectoderme

*gm*: gouttière médiane

*nb*: neuroblastes

*si*: ébauche de stigmate.

tion de 170 jours à  $+2^{\circ}\text{C}$ , sont mis en incubation à  $+20^{\circ}\text{C}$  et leur développement est suivi de 12 heures en 12 heures jusqu'à leur éclosion.

Les œufs fixés après 170 jours de réactivation, sans avoir été ensuite incubés à  $+20^{\circ}\text{C}$ , montrent que la diapause a été éliminée et que le développement a déjà repris à  $+2^{\circ}\text{C}$ . En effet, les sacs coelomiques se sont formés sur les métamères gnathocéphaliques et thoraciques, tandis que les segments abdominaux n'ont pas encore atteint ce stade (Fig. 40 et 41). D'autre part, l'hypoblaste s'est différencié nettement en mésoderme et en endoderme, montrant en particulier, à la base des lobes céphaliques, l'ébauche polaire antérieure de l'endoderme, masse de cellules apparemment sans liens les unes avec les autres (Fig. 42). Enfin les ébauches des appendices apparaissent également (Fig. 39). En même temps, les neuroblastes commencent à se différencier ventralement sous la forme de

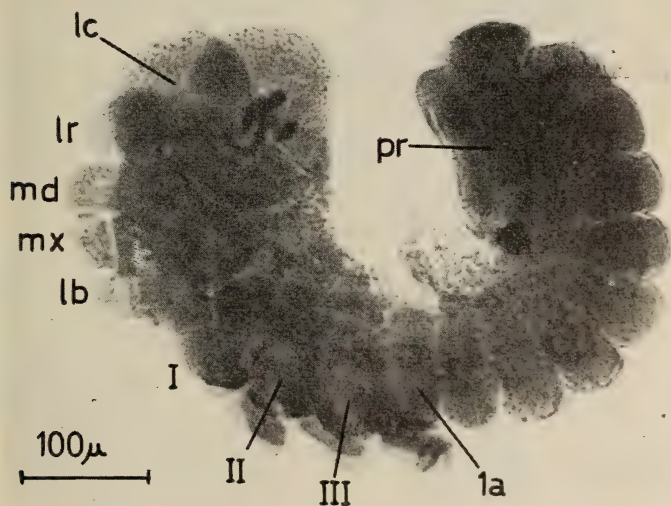


FIG. 45.

Age: 211 jours; durée de la réactivation à  $+2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours;  
durée de l'incubation complémentaire: 1 jour. — Préparation totale.

*I, II, III*: segments thoraciques et ébauches  
des pattes

*1a*: premier segment abdominal

*lb*: ébauches du labium

*lc*: lobe céphalique

*lr*: ébauche du labrum

*md*: ébauche de mandibule

*mx*: ébauche de maxille

*pr*: proctodeum.



grandes cellules pourvues de gros noyaux et se distinguant nettement des cellules plus petites et plus colorées de l'ectoderme et du mésoderme. Les neuroblastes ne sont pas encore métamérisés et ne constituent pas encore de ganglions nerveux (Fig. 43 et 44).

La douzième heure d'incubation à  $+20^{\circ}\text{C}$  (incubation complémentaire) montre des embryons où les ganglions nerveux commencent à s'individualiser. D'autre part, stomodeum et proctodeum s'invaginent, poussant devant eux les deux masses endodermiques polaires qui vont à la rencontre l'une de l'autre en

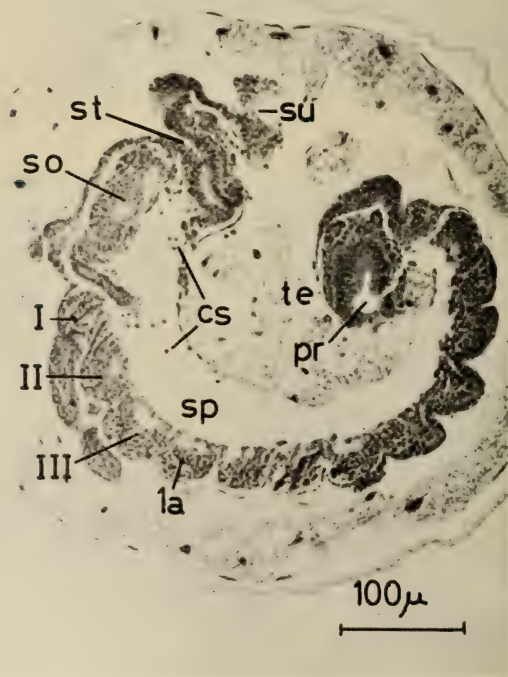


FIG. 46.

Age: 211 jours; durée de la réactivation à  $+2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours;  
durée de l'incubation complémentaire: 1 jour. — Coupe sagittale.

<i>I, II, III</i> :	segments thoraciques et	<i>so</i> :	ganglion sous-œsophagien
	ébauches des pattes	<i>sp</i> :	sinus épineural
<i>la</i> :	premier segment abdominal	<i>st</i> :	invagination stomodéale
<i>cs</i> :	cellules sanguines	<i>su</i> :	ganglion sus-œsophagien
<i>pr</i> :	proctodeum (coupe transversale)	<i>te</i> :	telson.

formant, au-dessus des rudiments ganglionnaires, un plancher, ébauche du mesenteron.



FIG. 47.

Age: 211 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours;  
durée de l'incubation complémentaire: 1 jour. — Coupe sagittale.

<i>I, II, III</i> : segments thoraciques et ébauches des pattes	<i>mn</i> : ébauche (plancher) du mesenteron
<i>1a</i> : premier segment abdominal	<i>mx</i> : ébauche de maxille
<i>lb</i> : ébauche du labium	<i>su</i> : ganglion sus-œsophagien
<i>md</i> : ébauche de mandibule	<i>te</i> : telson.

Après 24 heures d'incubation complémentaire (Fig. 45, 46, 47 et 48), les ganglions nerveux sont bien individualisés, mais ne sont pas encore reliés les uns aux autres. En outre, les trois ganglions du gnathocéphalon amorcent leur fusion. Le stomodeum et le proctodeum continuent leur invagination, tandis que les appendices commencent à se différencier. Les appendices du gnathocéphalon, en

particulier, se déplacent peu à peu vers l'avant de l'embryon, de façon à se placer plus ou moins parallèlement à l'axe longitudinal de la bandelette germinative.

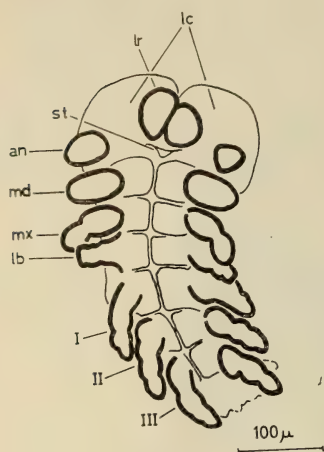


FIG. 48.

Age: 211 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours; durée de l'incubation complémentaire: 1 jour. — Préparation totale.  
*I, II, III*: ébauches des pattes  
*an*: ébauches des antennes  
*lb*: ébauches du labium  
*lc*: lobes céphaliques  
*lr*: ébauches du labrum  
*md*: ébauches des mandibules  
*mx*: ébauches des maxilles  
*st*: stomodeum.

Dès la trente-sixième heure (Fig. 49 et 50), la chaîne ganglionnaire est formée, les ganglions étant reliés entre eux par des fibres nerveuses. La fusion des trois ganglions gnathocéphaliques en un ganglion sous-œsophagien est accomplie, de même que celle des huitième, neuvième et dixième neuromères abdominaux. Par ailleurs, l'embryon est, dès ce moment, isolé dorsalement du vitellus par une fine membrane, ne se distinguant en rien de l'amnios, l'ectoderme dorsal provisoire, qui emprisonne, à l'intérieur de l'embryon, au-dessus du plancher du mesenteron, une petite quantité de vitellus. Plus tard, cette fine membrane est progressivement remplacée par l'ectoderme dorsal définitif. La cavité générale de l'embryon reste néanmoins en contact avec le vitellus externe pendant un certain temps, grâce à un trou ombilical, situé dorsalement entre le mésothorax et le métathorax (Fig. 54). C'est également pendant cette période que débute un mouvement de retournement de l'embryon qui se terminera vers la soixantième heure. En effet, la partie postérieure de l'embryon se replie ventralement et s'avance vers l'avant de façon à se placer à la hauteur de la tête (Fig. 49 et 50) (blastocinèse).

Dès la quatre-vingt-quatrième heure, le mesenteron est terminé. Il se présente comme un tube rempli de vitellus, fermé à ses deux



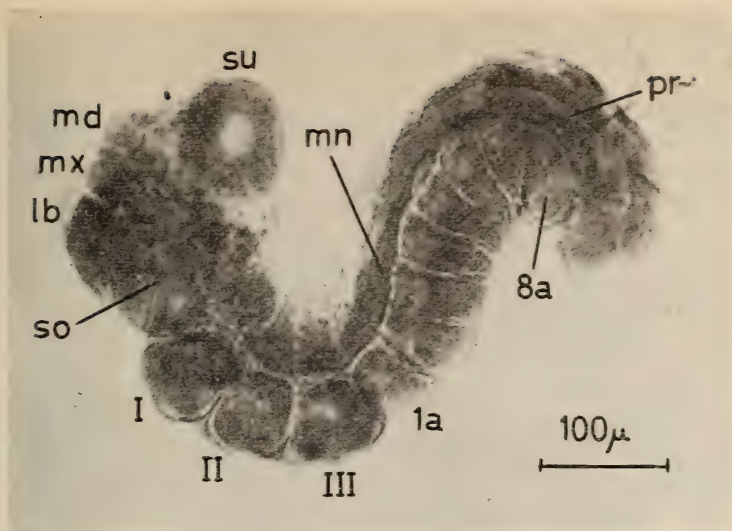


FIG. 49.

Age: 212 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours; durée de l'incubation complémentaire: 2 jours. — Préparation totale d'un embryon en train de réaliser la deuxième phase de la blastocinèse (retournement).

*I, II, III*: segments thoraciques

*1a*: premier segment abdominal

*8a*: huitième segment abdominal

*lb*: ébauche du labium

*md*: ébauche de mandibule

*mn*: ébauche (plancher) du mesenteron

*mx*: ébauche de maxille

*pr*: invagination proctodéale

*so*: ganglion sous-œsophagien

*su*: ganglion sus-œsophagien

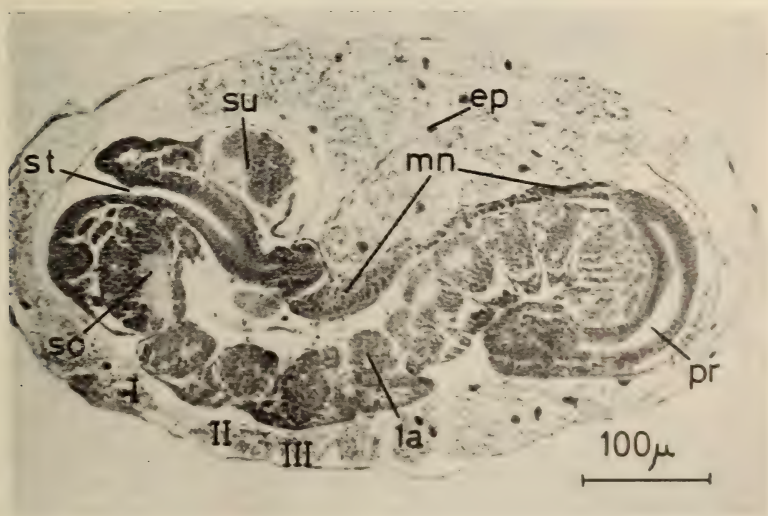


FIG. 50.

Age: 212 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à + 20° C: 2 jours. — Coupe sagittale d'un embryon en train de réaliser la deuxième phase de la blastocinèse (retournement).

*I, II, III*: segments thoraciques

*1a*: neuromère du premier segment abdominal

*ep*: ectoderme dorsal provisoire

*mn*: ébauche (plancher) du mesenteron

*pr*: invagination proctodéale

*so*: ganglion sous-œsophagien

*st*: invagination stomodéale

*su*: ganglion sus-œsophagien.



extrémités qui sont soudées l'une au stomodeum, l'autre au proctodeum (Fig. 53). En outre, les deux gonades, amas de cellules à gros noyaux, sont visibles dans le cinquième segment abdominal,

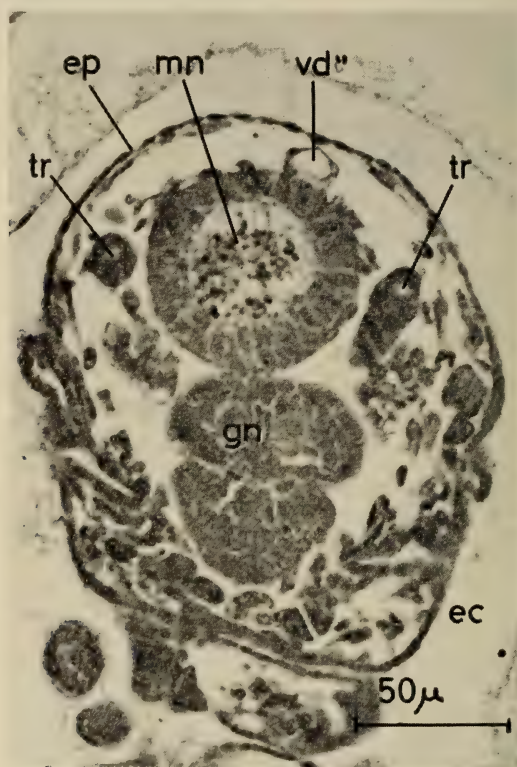


FIG. 51.

Age: 213 jours et 12 heures; durée de la réactivation à  $+2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à  $+20^{\circ}\text{C}$ : 3 jours et 12 heures. —

Coupe transversale au niveau du mesenteron.

*ec*: ectoderme

*ep*: ectoderme dorsal provisoire

*gn*: ganglion nerveux

*mn*: mesenteron rempli de vitellus

*tr*: trachées

*vd*: vaisseau dorsal.

au-dessus du mesenteron et sous l'ectoderme dorsal (Fig. 53 et 55). Elles résultent du groupement des cellules germinales localisées, pendant la diapause, dans l'hypoblaste des troisième, quatrième, cinquième et sixième segments abdominaux. Sont également formés à ce moment le vaisseau dorsal, les trachées (du moins les principales), les tubes de Malpighi et les ébauches non striées des muscles

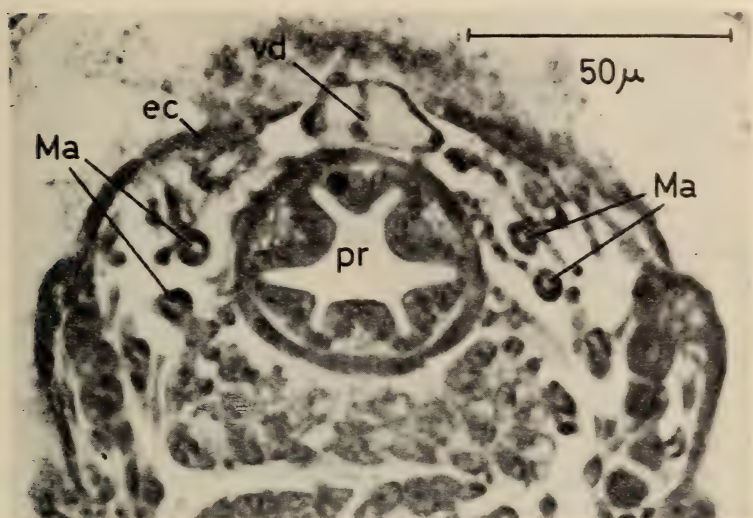


FIG. 52.

Age: 213 jours et 12 heures; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à + 20° C: 3 jours et 12 heures. —

Coupe transversale au niveau du proctodeum.

*ec*: ectoderme

*pr*: proctodeum

*Ma*: tubes de Malpighi

*vd*: vaisseau dorsal.

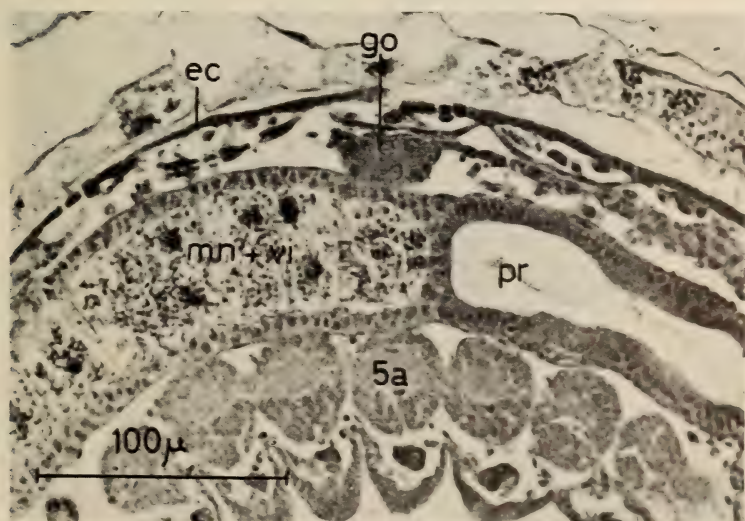


FIG. 53.

Age: 213 jours et 12 heures; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à + 20° C: 3 jours et 12 heures. —

Coupe sagittale dans la région de l'abdomen.

*5a*: cinquième ganglion nerveux abdominal

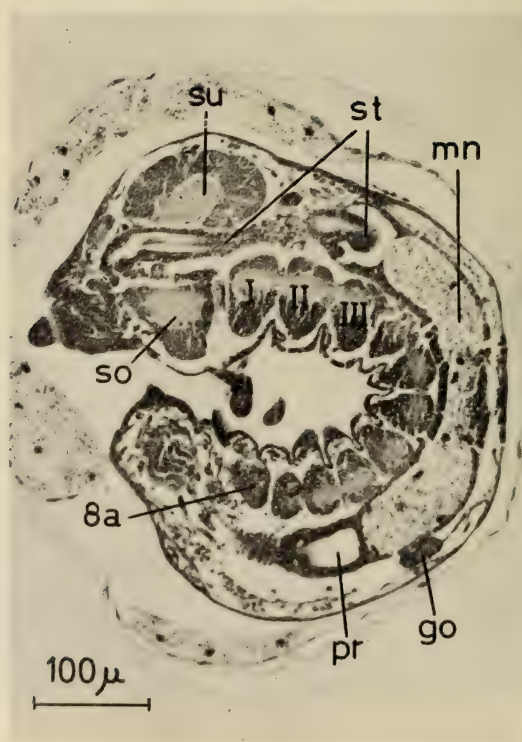
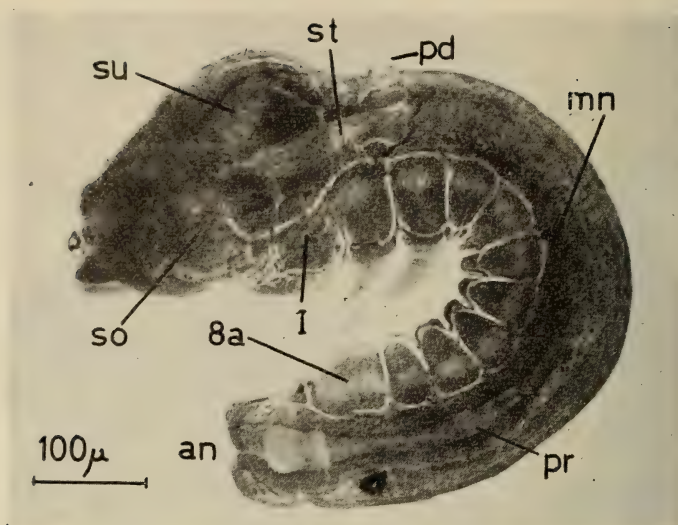
*mn*: mesenteron

*ec*: ectoderme

*pr*: proctodeum

*go*: gonade

*vi*: vitellus.





(Fig. 51, 52 et 56). Par ailleurs, les pièces buccales ont terminé leur déplacement et sont définitivement disposées à l'avant de la tête, plus ou moins parallèlement à l'axe longitudinal de l'embryon (Fig. 54 et 55).

L'ectoderme élabore la cuticule dès la quatre-vingt-seizième heure, les mandibules étant les premières à se sclérifier (Fig. 57). Un peu plus tard, vers la cent huitième heure, l'embryon se met à ingérer activement le vitellus qui reste dans l'œuf. Et c'est vers la cent quarante-quatrième heure que les premières chenilles éclosent en sortant par une petite ouverture qu'elles ont pratiquée elles-mêmes en dévorant le chorion au pôle antérieur de l'œuf.

4.4.8. *La blastocinèse.* — On définit la blastocinèse comme l'ensemble des mouvements que l'embryon effectue dans l'œuf au cours de son développement.

Chez *Zeiraphera griseana*, la blastocinèse se fait en deux phases.

Au début de la première phase, vers la vingtième heure, l'axe longitudinal de la bandelette germinative superficielle (« ceinturon ») est perpendiculaire à l'axe principal de l'œuf. L'ébauche embryonnaire pénètre alors dans le vitellus en se contractant (« cupule »). Un peu plus tard, l'embryon, tout en s'allongeant, opère une rotation de quatre-vingt-dix degrés, de façon que son axe longitudinal soit parallèle à l'axe principal de l'œuf. Ceci fait, l'embryon tourne finalement de quatre-vingt-dix degrés autour de son axe longitudinal.

FIG. 54.

Age: 214 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours;  
durée de l'incubation complémentaire à + 20° C: 4 jours. —

Préparation totale.

<i>I</i> : ganglion nerveux prothoracique	<i>pr</i> : proctodeum
<i>8a</i> : huitième ganglion nerveux abdominal	<i>so</i> : ganglion sous-œsophagien
<i>an</i> : anus	<i>st</i> : stomodeum
<i>mn</i> : mesenteron	<i>su</i> : ganglion sus-œsophagien.
<i>pd</i> : trou ombilical	

FIG. 55.

Age: 214 jours; durée de la réactivation à + 2° C: 170 jours;  
durée de l'incubation complémentaire à + 20° C: 4 jours. —

Coupe sagittale.

<i>I, II, III</i> : ganglions nerveux thoraciques	<i>pr</i> : proctodeum
<i>8a</i> : huitième ganglion nerveux abdominal	<i>so</i> : ganglion sous-œsophagien
	<i>st</i> : stomodeum
<i>go</i> : gonade	<i>su</i> : ganglion sus-œsophagien.
<i>mn</i> : mesenteron rempli de vitellus.	



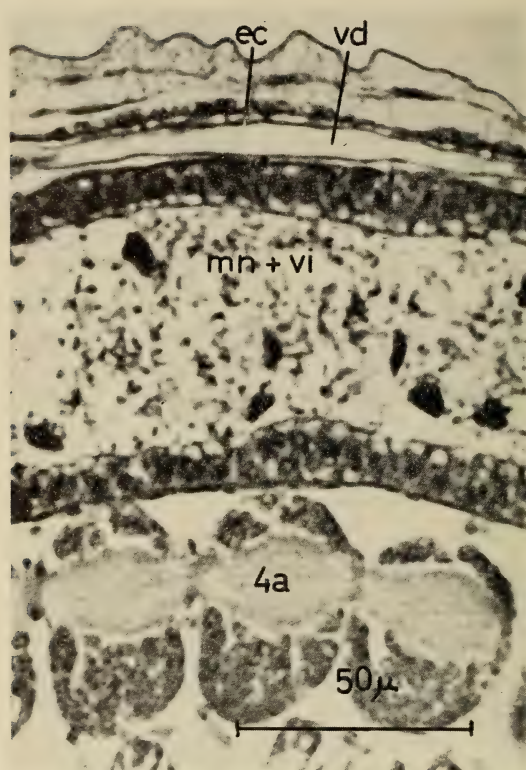


FIG. 56.

Age: 214 jours; durée de la réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ : 4 jours. — Coupe sagittale dans la région du mesenteron.

4a: quatrième ganglion nerveux abdominal

mn: mesenteron rempli de vitellus  
vd: vaisseau dorsal

ec: ectoderme

vi: vitellus

Cet ensemble de mouvements se termine vers la cinquante-huitième heure et l'embryon reste dans cette position pendant toute la diapause (Fig. 27).

La deuxième phase de la blastocinèse, qui est la plus spectaculaire, débute après la fin de la diapause, au cours de la trente-sixième heure de l'incubation complémentaire, pour se terminer vers la soixantième heure. L'embryon replie ventralement son extrémité abdominale et la ramène peu à peu au niveau de la tête.

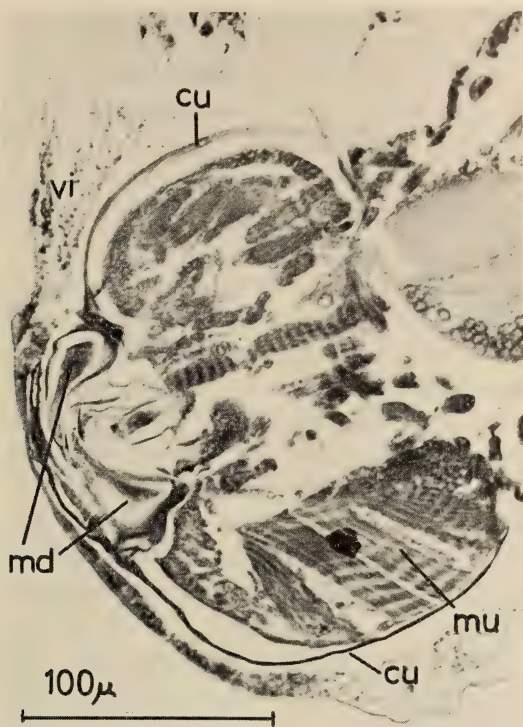


FIG. 57.

Age: 214 jours et 12 heures; durée de la réactivation à  $+2^{\circ}\text{C}$ : 170 jours; durée de l'incubation complémentaire à  $+20^{\circ}\text{C}$ : 4 jours et 12 heures. — Coupe frontale dans la tête d'un embryon dont la cuticule vient de se former.

La chenille semble prête à éclore.

cu: cuticule  
md: mandibules

mu: muscles  
vi: vitellus.

Au cours de ce retournement, l'embryon présente la forme très caractéristique d'un S (Fig. 49 et 50).

#### 4.5. *L'activité mitotique*

Les préparations microscopiques ayant servi à l'étude de l'embryogenèse sont réexaminées, mais, cette fois-ci, afin de déterminer l'évolution de l'activité mitotique des embryons avant et pendant la diapause.

Les œufs microtomisés sont étudiés coupe par coupe et les mitoses qui s'y trouvent sont soigneusement dénombrées. Pour chaque œuf, environ quarante coupes, représentant la totalité de celui-ci, sont ainsi examinées. Il est en outre tenu compte de la distribution spatiale des mitoses sur l'embryon, dès qu'il est possible d'y reconnaître la tête (lobes céphaliques et gnathocéphalon), le thorax et l'abdomen. Les résultats de cette étude sont consignés dans le tableau XIII et la figure 58.

Le nombre maximal moyen de mitoses est atteint aux environs de la trente-sixième heure, puis cette valeur décroît rapidement pour atteindre le point zéro dès la cent vingt-huitième heure, date qu'il convient de considérer, au point de vue cytologique, comme marquant le début de la diapause. Durant cette dernière, aucune mitose n'est observée, et ce n'est qu'après une réactivation suffisante (150 jours), que les mitoses réapparaîtront.

Si l'on tient compte de la distribution spatiale des divisions cellulaires, on peut dégager le fait suivant: Les mitoses ne disparaissent pas en même temps des trois macrosomites de l'embryon qui entre en diapause.

En effet, le premier macrosomite à ne plus montrer d'activité mitotique est, à la cent vingtième heure déjà, le thorax. C'est ensuite la tête qui est, dès la cent vingtième heure, privée de mitoses.

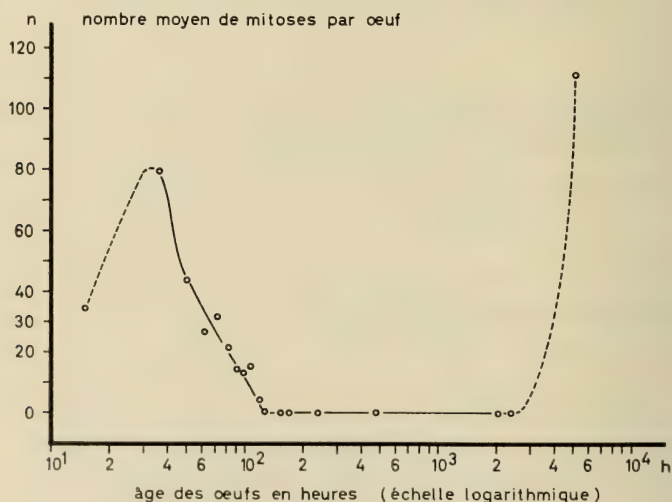


FIG. 58.

Activité mitotique en fonction de l'âge des embryons.

TABLEAU XIII

*Activité mitotique en fonction de l'âge des embryons*

Age des œufs en heures	15	36	50	62	72	84	94	96	108	120	128	152	164	240	480	2 040	2 400
Age des œufs en jours et en heures . . . .	0/15	1/12	2/2	2/14	3/0	3/12	3/22	4/0	4/12	5/0	5/8	6/8	6/20	10	20	85	100
Nombre d'œufs examinés . . . . .	5	5	6	5	5	5	5	3	5	3	5	2	5	5	3	3	3
Nombre de coupes examinées . . . . .	200	200	240	200	200	200	200	120	200	120	200	80	200	200	120	120	120
Nombre total de mitoses	173	396	262	134	459	108	73	41	77	13	4	0	0	0	0	0	0
Nombre moyen de mitoses par œuf . . . .	34,6	79,2	43,7	26,8	31,8	21,6	14,6	13,6	15,4	4,3	0,2	0	0	0	0	0	0
Tête: nombre moyen de mitoses par œuf . . . .	—	—	—	—	16,4	7,4	5,4	—	3,4	0,7	0	0	0	0	0	0	0
Thorax: nombre moyen de mitoses par œuf . . . .	—	—	—	—	5,4	3	2,4	—	2,8	0	0	0	0	0	0	0	0
Abdomen: nombre moyen de mitoses par œuf . . . . .	—	—	—	—	10	11,2	7,8	—	10,2	3,7	0,2	0	0	0	0	0	0



Le tour de l'abdomen vient enfin à partir de la cent vingt-huitième heure. Ces faits sont conformes à ceux décrits pour les œufs univoltins de *Locusta migratoria* pour lesquels est défini un « gradient antéro-postérieur de disparition de l'activité mitotique chez l'embryon qui entre en diapause » (LE BERRE, 1959).

#### 4.6. Discussion et conclusion

Le développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana* est, dans ses grandes lignes, identique à celui des autres Lépidoptères. Il présente cependant quelques différences qui méritent d'être notées.

Il est pour cela nécessaire de comparer l'embryogenèse de la Tordeuse, tout d'abord à celle des Lépidoptères en général, et ensuite à celle des Tortricides en particulier.

4.6.1. *Comparaison avec les Lépidoptères (à l'exception des Tortricides)*. — L'ébauche embryonnaire superficielle (« ceinturon ») de *Zeiraphera griseana* est, semble-t-il, assez différente dans sa forme de celle que l'on rencontre chez les autres Lépidoptères. Par exemple, chez *Diacrisia virginica*, la bandelette germinative superficielle est pourvue d'extrémités nettement plus larges que sa partie centrale, ce qui lui donne grosso modo la silhouette d'une haltère (JOHANNSEN and BUTT, 1941).

Lors de sa pénétration dans le vitellus, l'embryon de *Diacrisia* se contracte de la même façon que celui de *Zeiraphera griseana*, mais sans finalement former une « cupule » aussi caractéristique que celle de la Tordeuse du mélèze.

Chez *Bombyx mori*, la situation se présente assez différemment. L'ébauche embryonnaire superficielle occupe la partie ventrale de l'œuf et affecte plus ou moins la forme d'un disque ou d'un écusson. Ce disque germinatif pénètre dans le vitellus et s'incurve, jusqu'à montrer, tout au plus, l'aspect d'un verre de montre (GRANDORI, 1924).

En outre, on ne décrit ni chez *Diacrisia*, ni chez *Bombyx mori*, les mouvements complexes qu'exécute l'embryon de *Zeiraphera griseana* durant la première phase de la blastocinèse. La deuxième phase de la blastocinèse se déroule également de façon différente chez *Diacrisia*. En effet, les embryons de cette espèce se retournent

en opérant une rotation de  $180^\circ$  autour de leur axe longitudinal, tandis que chez *Zeiraphera griseana*, *Bombyx mori* et *Cheimatobia brumata* (GAUMONT, 1950), le retournement est accompli quand l'extrémité postérieure de l'embryon s'est repliée ventralement et s'est avancée jusque sous la tête (Fig. 49 et 50).

TABLEAU XIV

*Chronologie du développement embryonnaire de Zeiraphera griseana Hbn.*  
à  $+ 20^\circ \text{C}$

	Durée de l'incubation réactivante à $+ 20^\circ \text{C}$ en jours	Début n° heure	Fin n° heure
Synchronisme des mitoses . . . . .	—		10
Blastoderme . . . . .	—	12	18
Stade « ceinturon » . . . . .	—	18	36
Séreuse . . . . .	—	18	
Amnios . . . . .	—	20	
Cellules germinatives . . . . .	—	18	
Stade « cupule » . . . . .	—	36	58
Cellules vitellines . . . . .	—	36	
Lobes céphaliques . . . . .	—	58	
Métamérisation . . . . .	—	60	86
Gastrulation . . . . .	—	60	86
Stade « diapause » . . . . .	—	86	3.100
Disparition des mitoses . . . . .	—	128	
Sacs coelomiques . . . . .	170	0	
Différenciation de l'endoderme et du mésoderme . . . . .	170	0	
Neuroblastes . . . . .	170	0	12
Ganglions nerveux . . . . .	170	12	
Stomodeum, proctodeum, appendices . . . . .	170	12	
Chaîne ganglionnaire . . . . .	170	36	
Blastocinèse (2 <sup>e</sup> phase) . . . . .	170	36	60
Gonades, trachées . . . . .	170	48	
Mesenteron, vaisseau dorsal, tubes de Malpighi, ébauches des muscles . . . . .	170	84	
Cuticule . . . . .	170	96	
Ingestion du vitellus . . . . .	170	108	
Eclosion . . . . .	170	144	192

Chez la plupart des Lépidoptères, la majeure partie du vitellus est enfermée dans le mesenteron lors de la fermeture dorsale. Au contraire, chez *Zeiraphera griseana*, comme d'ailleurs chez un autre Tortricide, *Choristoneura fumiferana*, seule une faible quantité de

vitellus est enclose de cette manière dans le mesenteron. Le reste est ingéré par la jeune chenille peu avant son éclosion (STAIRS, 1960).

4.6.2. *Comparaison avec les Tortricides.* — Le développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana*, jusqu'au stade de la diapause, présente une frappante similitude avec celui d'une autre Tordeuse, *Rhopobota naevana* (HUIE, 1918). On retrouve chez cette espèce une bandelette germinative en forme de « ceinturon », puis une « cupule » tout à fait semblables à celles de la Tordeuse du mélèze. La première phase de la blastocinèse se déroule également de la même façon.

Par contre, les différences sont plus prononcées avec *Choristoneura fumiferana* (STAIRS, 1960). Chez cette espèce, en effet, la bandelette germinative superficielle n'est pas en forme de « ceinturon » comme chez *Zeiraphera griseana*. En outre, tandis que le « ceinturon » de la Tordeuse du mélèze enserre l'équateur de l'œuf, l'ébauche embryonnaire superficielle de *Choristoneura fumiferana* en occupe toute la moitié postérieure.

Par ailleurs, selon STAIRS, l'embryon métamérisé de *Choristoneura fumiferana* compte douze segments abdominaux (y compris le telson) alors qu'il ne s'en trouve que onze (y compris le telson) chez *Zeiraphera griseana*.<sup>1</sup>

La deuxième phase de la blastocinèse de *Choristoneura fumiferana* diffère également de celle de *Zeiraphera griseana*. En effet, selon STAIRS, le retournement s'opère, comme chez *Diacrisia virginica* (JOHANNSEN and BUTT, 1941), par une rotation de l'embryon de 180° autour de son axe longitudinal.

4.6.3. *Stade de diapause.* — Ainsi qu'on l'a démontré plus haut, le développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana* s'arrête dès que la métamérisation et la gastrulation sont achevées. Or, il semble que ce stade de diapause ne soit pas très fréquent (du moins chez les insectes étudiés jusqu'à ce jour) ainsi que le montre le tableau XV (qui n'est d'ailleurs pas exhaustif !). D'après ce tableau, il semble que la diapause embryonnaire chez les Tortricides se

<sup>1</sup> Il semble que les embryologistes ne soient pas d'accord sur le nombre des segments abdominaux des embryons des Ptérygotes: DAWYDOFF (1928) en compte douze (le douzième étant le telson), tandis que pour JOHANNSEN et BUTT (1941), il y en a très généralement onze au maximum (le telson étant le onzième).

produise très tôt. On rencontre, en effet, deux variantes de l'arrêt précoce du développement chez les rares espèces de cette famille étudiées jusqu'à présent :

1. L'arrêt de développement se produit au stade « cupule » comme, par exemple, chez *Archips xylosteanus* (UMEYA, 1950).

TABLEAU XV

*Stades de diapause embryonnaire chez différentes espèces*

A. <i>Blastoderme</i> (la bandelette germinative n'est pas encore différenciée)		
<i>Metatetranychus ulmi</i>	Acari	LEES, 1955
B. <i>Bandelette germinative différenciée</i> (stade « ceinturon » et stade « cupule »)		
<i>Notolophus thyellina</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Dendrolimus undans excellans</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Archips xylosteanus</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Homeogryllus japonica</i>	Orthoptera	UMEYA, 1950
<i>Austroicetes cruciata</i>	Orthoptera	STEELE, 1941
C. <i>Embryon pourvu de lobes céphaliques mais pas encore métamérisé</i>		
<i>Bombyx mori</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Theophila mandarina</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Rondotina menciaana</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Gryllus mitratus</i>	Orthoptera	UMEYA, 1950
D. <i>Embryon métamérisé</i> (avec ectoderme et hypoblaste) <i>dépourvu d'appendices</i>		
<i>Rhopobota neavana</i>	Lepidoptera	HUIE, 1918
<i>Zeiraphera griseana</i>	Lepidoptera	présent travail
<i>Psylla mali</i>	Homoptera	WIESMANN, 1937
<i>Pterochlorus tropicalis</i>	Homoptera	UMEYA, 1950
E. <i>Embryon pourvu d'appendices non encore différenciés</i>		
<i>Orgyia antiqua</i>	Lepidoptera	CHRISTENSEN, 1937
<i>Gryllulus commodus</i>	Orthoptera	BROWNING, 1952
<i>Melanoplus differentialis</i>	Orthoptera	SLIFER, 1931
<i>Locusta migratoria</i>	Orthoptera	LE BERRE, 1953
<i>Aphis pomi</i>	Homoptera	WIESMANN, 1937
<i>Lepidosaphes ulmi</i>	Homoptera	WIESMANN, 1937
F. <i>Larve prête à éclore</i>		
<i>Antheraea yamamai</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Lymantria dispar</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Malacosoma neustria</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Malacosoma testacea</i>	Lepidoptera	UMEYA, 1950
<i>Malacosoma dissitia</i>	Lepidoptera	HODSON & WEINMANN, 1945
<i>Malacosoma americanum</i>	Lepidoptera	BUCHER, 1959
<i>Agrotis orthogonia</i>	Lepidoptera	JACOBSON, 1962
<i>Argyresthia ephippella</i>	Lepidoptera	WIESMANN, 1937
<i>Campsocleis buergeri</i>	Orthoptera	UMEYA, 1950
<i>Melanoplus bivittatus</i>	Orthoptera	SALT, 1949
<i>Timarcha tenebricosa</i>	Coleoptera	ABELOOS, 1935
<i>Timarcha violacea-nigra</i>	Coleoptera	ABELOOS, 1941
<i>Leptohylemyia coarctata</i>	Diptera	WAY, 1959
<i>Aedes hexodontus</i>	Diptera	BECKEL, 1958



2. La diapause débute au moment où l'embryon a effectué sa gastrulation et sa métamérisation; c'est le cas de *Zeiraphera griseana* et de *Rhopobota naevana* (HUIE, 1918). Mais, il faut le préciser, l'identité entre les stades de diapause de ces deux espèces n'est pas parfaite. En effet, chez l'embryon de *Rhopobota naevana* en diapause, seul l'hypoblaste est métamérisé (HUIE, 1918), alors que l'embryon en diapause de la Tordeuse du mélèze montre des métamères individualisés aussi bien au niveau de l'hypoblaste que de l'ectoderme. Quoi qu'il en soit, il n'existe encore aucun organe différencié chez l'embryon en diapause de la Tordeuse du mélèze. La glande prothoracique et les corpora allata, encore absents, ne peuvent jouer, dans le déterminisme de la diapause de *Zeiraphera griseana*, le rôle qui leur est dévolu chez les espèces dont le développement s'arrête aux stades larvaire, nymphal et imaginal. De même, les cellules neuro-sécrétrices, qui interviennent dans la réactivation thermique des insectes à diapause post-embryonnaire (CHURCH, 1955; WILLIAMS, 1952 et 1956), ne sont, elles non plus, pas encore différenciées, ni, à plus forte raison, fonctionnelles. Par conséquent, elles ne peuvent aucunement être responsables de l'élimination par le froid de la diapause embryonnaire de *Zeiraphera griseana*.

4.6.4. *L'activité mitotique.* — L'étude de l'activité mitotique révèle les faits suivants:

1. L'arrêt du développement chez *Zeiraphera griseana* n'est pas subit, mais progressif.
2. Les mitoses ne réapparaissent pas tant que dure la diapause; ce fait est valable également pour *Locusta migratoria* (LE BERRE, 1959), tandis que, chez *Melanoplus differentialis*, on note une faible activité mitotique durant cette période (SLIFER, 1931).
3. Les mitoses disparaissent tout d'abord du thorax, puis de la tête et enfin de l'abdomen. En d'autres termes, la diapause débute plus tôt dans les macrosomites thoraciques et céphaliques que dans l'abdomen. Ce phénomène est probablement la conséquence du fait que le macrosomite abdominal est le dernier à achever aussi bien la métamérisation que la gastrulation, peu avant le début de la diapause.

## 5. LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE

### 5.1. Généralités

On sait, par un grand nombre de travaux — dont LEES (1955) donne une liste très complète —, que l'entrée en diapause provoque, dans tous les cas, et chez toutes les espèces étudiées, une réduction importante et soudaine de l'activité respiratoire.

La présente étude a donc pour but, par la mesure de la respiration des œufs, de mettre en évidence les variations quantitatives des besoins en oxygène, au cours de l'évolution embryonnaire, de *Zeiraphera griseana*, et, par là même, de définir le métabolisme embryonnaire de la Tordeuse avant, pendant et après la diapause. On se propose également, au cours de cette étude, de déterminer les « moments physiologiques » de l'entrée en diapause et de la reprise du développement après réactivation. Enfin, le calcul du quotient respiratoire doit permettre de se faire une idée de l'utilisation des réserves nutritives par les embryons en diapause, tandis que l'évaluation de la résistance au cyanure des œufs en activité et en diapause doit donner de précieux renseignements sur le fonctionnement des mécanismes d'oxydation intracellulaires tout au long de l'embryogenèse.

### 5.2. Méthodes

La méthode manométrique de Warburg est à peu près inapplicable au cas présent. En effet, les faibles quantités d'œufs à disposition interdisent l'emploi de cette méthode trop peu sensible.

La mesure de la consommation en oxygène des œufs de la Tordeuse se fait grâce à la méthode décrite par CHEN (1951), modifiée dans le présent travail.

L'appareillage consiste essentiellement en un ou plusieurs tubes capillaires d'environ 5 cm de long et d'un diamètre intérieur de  $1\frac{1}{2}$  à 1 mm (Fig. 59). Ce diamètre intérieur, qui doit être constant sur toute la longueur du capillaire, est mesuré de la façon suivante: On maintient le tube parallèlement à l'axe optique d'une loupe binoculaire; la mesure du diamètre s'effectue successivement aux deux extrémités avec un micromètre oculaire préalablement étalonné.

On plonge ensuite une extrémité du capillaire dans une solution de soude caustique à 20%. Le liquide monte dans le tube jusqu'à une certaine hauteur. La même extrémité est ensuite plongée dans l'huile de paraffine qui pénètre également dans le tube à la suite de la solution de soude caustique. Ceci fait, on introduit avec précaution, par l'autre bout, une vingtaine d'œufs dans la partie du

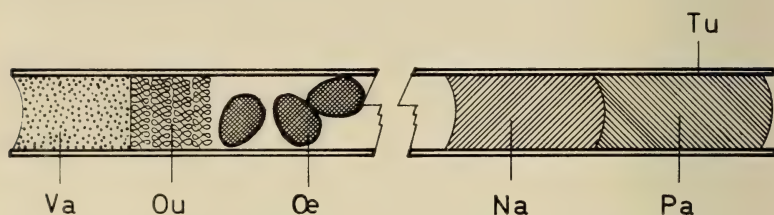


FIG. 59.

Représentation schématique d'un tube capillaire utilisé pour la mesure de la consommation en oxygène des œufs de *Zeiraphera griseana*.

Na: solution de soude caustique à 20%

Pa: huile de paraffine

Ou: bouchon d'ouate empêchant les œufs de s'engluer dans la vaseline

Va: vaseline

Tu: tube capillaire.

Oe: œufs

tube restée libre de liquide. Cette opération doit se faire sous la loupe binoculaire, de façon à ne pas détériorer les œufs. Un petit bouchon d'ouate est ensuite enfoncé dans le tube derrière les œufs, et le capillaire est finalement scellé de ce côté avec de la vaseline (Fig. 59).

Le capillaire ainsi préparé est déposé sur un petit plateau en matière plastique et immobilisé avec de la « plastiline ». Le tout est immergé dans un bain d'eau portée à la température de  $+ 20^{\circ} \text{C}$ . Ce bain, d'un volume d'environ 30 l, est maintenu à la température voulue par un « Thermomix », sorte de thermostat très sensible, qui permet une précision de l'ordre du vingtième de degré (Fig. 60). Les œufs, enfermés dans le tube, respirent, c'est-à-dire consomment de l'oxygène et rejettent du gaz carbonique qui est absorbé par la solution de soude caustique. Il en résulte une diminution du volume gazeux à l'intérieur du tube, diminution qui est compensée par l'avancement de la colonne de liquide. Au moyen d'une loupe binoculaire pourvue d'un micromètre oculaire, on peut mesurer très exactement l'avancement horaire de la colonne de liquide dans le tube. Connaissant cette valeur et le diamètre intérieur du tube,

il est facile ensuite de calculer le volume de gaz carbonique absorbé par la soude caustique et, par conséquent, le volume d'oxygène consommé en une heure par les œufs.

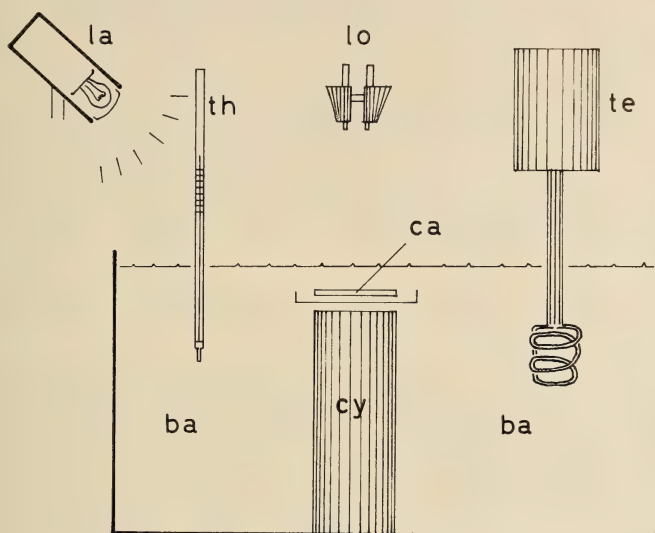


FIG. 60.

Disposition de l'installation permettant la mesure de la consommation en oxygène des œufs de *Zeiraphera griseana*.

- |   |   |
|---|---|
| <i>ba</i> : bain d'eau à 20° C                | <i>lo</i> : loupe binoculaire montée sur  |
| <i>ca</i> : tubes capillaires                 | potence                                   |
| <i>cy</i> : cylindre de verre utilisé comme   | <i>th</i> : thermomètre de précision      |
| support des tubes capillaires                 | <i>te</i> : thermostat de précision main- |
| <i>la</i> : lampe à bas voltage éclairant les | tenant le bain à 20° C.                   |
| capillaires                                   |   |

Il est évident qu'une modification de la pression atmosphérique ou de la température du bain entraînera également un avancement ou un recul de la colonne de liquide dans le tube capillaire. Afin d'éliminer toute complication de cet ordre, on ajoute un tube capillaire préparé exactement comme les précédents, mais dans lequel il n'y a pas d'œufs, ce qui permet d'enregistrer exclusivement les variations dues à des facteurs étrangers à l'expérience et de les éliminer lors du calcul de la consommation en oxygène.

Les mesures s'effectuent pendant 6 à 8 heures d'affilée. Dès le moment où les tubes sont plongés dans le bain, on attend une demi-heure avant de commencer les mesures afin de stabiliser le système.



Le schéma d'expérience est le suivant :

- a) En ce qui concerne les périodes de prédiapause et de post-diapause, les œufs, d'âge connu, qui sont incubés normalement à  $+20^{\circ}\text{C}$ , sont mis immédiatement en expérience au moment voulu.
- b) Les œufs en diapause qui sont réactivés à  $+2^{\circ}\text{C}$  sont mis à  $+20^{\circ}\text{C}$  douze heures avant le début de l'expérience, de telle sorte qu'ils aient sûrement atteint le niveau métabolique correspondant à cette température.

### 5.3. *Les échanges gazeux durant la prédiapause et la diapause (Expérience n° 1)*

Cette expérience consiste à mesurer, à intervalles réguliers, la consommation en oxygène des œufs durant l'incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  et l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$ . Les résultats sont

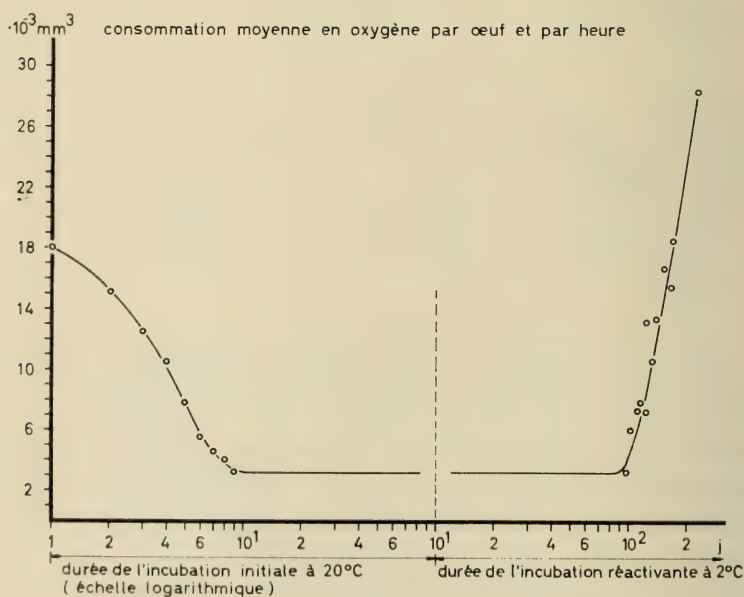


FIG. 61.

Consommation en oxygène des œufs au cours de l'incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  et de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$ .

exprimés dans le tableau XVI et la figure 61. Ils permettent de formuler les conclusions suivantes:

- a) C'est le premier jour d'incubation à  $+20^{\circ}\text{C}$  que l'activité respiratoire est la plus grande, avec une consommation moyenne d'oxygène de 18 millièmes de millimètre cube par heure et par œuf. Or, c'est également à peu près à cet âge que l'œuf présente le plus grand nombre de mitoses, c'est-à-dire, en moyenne, 79,2 mitoses par œuf (Tableau XIII).
- b) La consommation en oxygène diminue de façon importante dans les jours qui suivent, tandis que, pendant la même période, les mitoses se raréfient.

TABLEAU XVI

*Consommations d'oxygène des œufs au cours de l'incubation initiale à  $+20^{\circ}\text{C}$  et de l'incubation réactivante à  $+2^{\circ}\text{C}$*

Age des œufs en jours	Durée en jours de l'incubation réactivante à $+2^{\circ}\text{C}$	Nombre total d'œufs utilisés	Nombre de répétitions	Volume moyen d' $\text{O}_2$ consommé par heure et par œuf	
				en $\text{mm}^3/\text{h}/\text{œuf}$	Erreur-standard
1	0	125	6	$18,0 \cdot 10^{-3}$	$0,4 \cdot 10^{-3}$
2	0	141	7	$15,1 \cdot 10^{-3}$	$1,0 \cdot 10^{-3}$
3	0	143	7	$12,5 \cdot 10^{-3}$	$0,8 \cdot 10^{-3}$
4	0	61	3	$10,5 \cdot 10^{-3}$	$0,8 \cdot 10^{-3}$
5	0	82	4	$7,7 \cdot 10^{-3}$	$0,3 \cdot 10^{-3}$
6	0	63	3	$5,6 \cdot 10^{-3}$	$0,2 \cdot 10^{-3}$
7	0	71	3	$4,6 \cdot 10^{-3}$	$0,1 \cdot 10^{-3}$
8	0	100	4	$4,1 \cdot 10^{-3}$	$0,4 \cdot 10^{-3}$
9-168	0-97	499	23	$3,3 \cdot 10^{-3}$	$0,2 \cdot 10^{-3}$
176	104	49	2	$6,1 \cdot 10^{-3}$	$0,8 \cdot 10^{-3}$
179	111	20	1	$7,4 \cdot 10^{-3}$	—
177	118	61	2	$7,9 \cdot 10^{-3}$	$1,7 \cdot 10^{-3}$
171	122	69	3	$7,3 \cdot 10^{-3}$	$1,6 \cdot 10^{-3}$
180	125	42	2	$13,2 \cdot 10^{-3}$	$1,1 \cdot 10^{-3}$
197	132	40	2	$10,6 \cdot 10^{-3}$	$1,0 \cdot 10^{-3}$
199	139	41	2	$13,4 \cdot 10^{-3}$	$1,2 \cdot 10^{-3}$
242	153	42	2	$16,8 \cdot 10^{-3}$	$2,0 \cdot 10^{-3}$
227	167	44	2	$15,5 \cdot 10^{-3}$	$1,6 \cdot 10^{-3}$
242	170	41	2	$18,5 \cdot 10^{-3}$	$1,4 \cdot 10^{-3}$
291	223	18	1	$28,4 \cdot 10^{-3}$	—

- c) Le point le plus bas de l'activité respiratoire est atteint entre le neuvième et le dixième jour d'incubation à  $+20^{\circ}\text{C}$ . A ce

moment, la consommation moyenne n'est plus que de 3,3 millièmes de millimètre cube par heure et par œuf, soit à peu près le 18% de ce qu'elle était le premier jour. Les insectes en diapause sont caractérisés par des intensités respiratoires extrêmement variées suivant les espèces, ce dont le tableau XVII donne une idée. Le niveau métabolique le plus bas y est atteint par *Endromis versicolora*: 0,15 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/mg/20 h (AGRELL, 1951) et le plus élevé par *Leptinotarsa decemlineata*: 9,04 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/mg/20 h (DE WILDE and STEGWEE, 1958). Sur ce tableau, *Zeiraphera griseana* occupe une position intermédiaire (1,2 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/mg/20 h), proche de celle des œufs de *Bombyx mori* (1,36 mm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/mg/20 h) (CHINO, 1958).

D'autre part, les consommations en oxygène les plus élevées se rencontrent, sans exception, chez les espèces dont le développement s'arrête soit à un stade larvaire, soit au stade adulte, et qui conservent en général une certaine mobilité, tandis que les intensités respiratoires les plus faibles sont la caractéristique des espèces en diapause aux stades embryonnaire ou nymphal, deux périodes pendant lesquelles l'activité musculaire est pratiquement inexistante.

- d) Les mitoses disparaissent dès le sixième jour, au moment où la consommation en oxygène est encore de 5,6 millièmes de millimètre cube par heure et par œuf, soit environ le 31% de ce qu'elle était le premier jour. Il y a donc un décalage d'environ 4 jours entre le moment où se produit l'arrêt morphologique du développement embryonnaire et le moment où les échanges gazeux atteignent leur valeur minimale.
- e) Le niveau très bas du métabolisme respiratoire (3,3 millièmes de millimètre cube par heure) des œufs de *Zeiraphera griseana* reste constant durant la diapause. La consommation en oxygène ne se remet à augmenter que lorsque la durée de l'incubation réactivante à +2° C atteint et dépasse une centaine de jours. Ce fait est conforme aux résultats obtenus dans les expériences de thermo-réactivation du chapitre 3, où il est démontré que les taux d'éclosions commencent à être appréciables (69,5%) à partir d'une incubation réactivante de 120 jours à +2° C, tandis qu'une incubation réactivante de 100 jours devrait

théoriquement fournir un taux d'éclosions d'environ 50% comme l'indique la figure 11.

En d'autres termes, la mesure de l'activité respiratoire confirme les résultats des différents essais de thermo-réactivation qui démontrent qu'une réactivation à + 2° C d'une centaine de jours au moins est nécessaire pour éliminer la diapause de façon satisfaisante.

TABLEAU XVII

*Tableau comparatif des consommations d'oxygène  
chez différentes espèces en diapause*

(La consommation est exprimée en millimètres cubes d'oxygène  
utilisés par 1 milligramme de poids frais pendant 20 heures)

Espèce	Ordre	Stade de dia- pause	Tempé- rature en ° C	mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> / mg/20 h	Auteur
<i>Endromis versicolora</i> . . .	Lép.	N	18	0,15	AGRELL, 1951
<i>Phalera bucephala</i> . . .	Lép.	N	18	0,21	AGRELL, 1947-1948
<i>Locusta migratoria</i> . . .	Orth.	O	25	0,23	LE BERRE, 1959
<i>Platysamia cecropia</i> . . .	Lép.	N	24	0,30	SUSSMANN, 1952
<i>Platysamia cecropia</i> . . .	Lép.	N	25	0,33	SCHNEIDERMAN and WILLIAMS, 1953
<i>Melanoplus differentialis</i> .	Orth.	O	25	0,34	ROBBIE, 1941
<i>Daseochaeta alpium</i> . . .	Lép.	N	15	0,5-0,6	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Lymantria dispar</i> . . . .	Lép.	O	15	0,5-0,9	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Calocasia coryli</i> . . . .	Lép.	N	15	0,9-1,2	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Croesus septentrionalis</i> .	Hym.	pN	15	1,0-1,2	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Zeiraphera griseana</i> . . .	Lép.	O	20	1,2	Présent travail
<i>Loxostege sticticalis</i> . . .	Lép.	N	15	0,8-1,4	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Apatele rumicis</i> . . . .	Lép.	N	15	1,0-1,6	KOZHANTSHIKOV, 1938
<i>Bombyx mori</i> . . . . .	Lép.	O	25	1,36	CHINO, 1958
<i>Celerio euphorbiae</i> . . . .	Lép.	N	22	1,7	HELLER, 1926
<i>Bupalus piniarius</i> . . . .	Lép.	N	25	1,7	SCHOONHOVEN, 1962
<i>Byrrhus pilula</i> . . . . .	Col.	L	18	1,9	AGRELL, 1947-1948
<i>Opatrum sabulosum</i> . . . .	Col.	I	20	2,8	EDELMAN, 1951
<i>Trogoderma granarium</i> .	Col.	L	30	2,9	BURGES, 1960
<i>Pristiphora erichsonii</i> . .	Hym.	L	—	3,3	MACDONALD and BROWN, 1952
<i>Anatolica eremita</i> . . . .	Col.	I	20	3,4	EDELMAN, 1951
<i>Lucilia sericata</i> . . . .	Dipt.	L	—	6,8	COUSIN, 1932
<i>Sitona cylindricollis</i> . . .	Col.	I	27	7,7	DAVEY, 1956
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Col.	I	—	9,04	DE WILDE and STEGWEE, 1958

L = Larve. N = Nymphe. I = Imago. O = œuf. pN = prénympe.

D'après BURGES, 1960 (modifié et complété).



- f) Si les œufs sont maintenus à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  au-delà de 100 jours, les échanges gazeux se mettent à croître régulièrement avec l'augmentation de la durée de la réactivation. Ce qui indique nettement que le développement embryonnaire reprend, même à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , une fois la diapause éliminée. Ce fait est corroboré par les observations relatées au paragraphe 4.4.6.: il y est démontré qu'après 200 jours de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  on trouve dans les œufs des chenilles apparemment prêtes à éclore, ce qui évidemment présuppose que le développement a repris auparavant à cette température.

5.4. *Les échanges gazeux au cours de la post-diapause (Expérience n° 2)*

L'activité respiratoire d'œufs dont la diapause a été éliminée par une incubation réactivante de 170 à 180 jours à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , est mesurée depuis le début de l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$  jusqu'à l'éclosion des œufs. L'examen des résultats exprimés sur le tableau XVIII et la figure 62 permet de tirer les conclusions suivantes:

TABLEAU XVIII  
*Consommations d'oxygène durant l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$*

Durée de l'incubation complémentaire à $+ 20^{\circ}\text{C}$	Nombre d'œufs	Nombre d'éclosions	Nombre d'œufs mis en expérience	Volume moyen d'oxygène consommé par œuf et par heure $\text{mm}^3$
12 h	15	—	15	$24,4 \cdot 10^{-3}$
2 j	15	—	15	$30,3 \cdot 10^{-3}$
3 j	15	—	15	$39,4 \cdot 10^{-3}$
4 j	15	2	13	$48,0 \cdot 10^{-3}$
5 j	13	5	8	$49,8 \cdot 10^{-3}$
6 j	8	4	4	$48,4 \cdot 10^{-3}$
Chenille néonate				$134,5 \cdot 10^{-3}$

- a) La consommation en oxygène s'accroît sans retard dès le moment où les œufs sont mis à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Elle augmente jusqu'au quatrième jour en suivant une progression géométrique. Le début

de l'incubation complémentaire n'est pas marqué, comme chez *Locusta migratoria*, par une « période d'initiation », intervalle de temps entre le moment où les œufs sont mis à  $+ 20^{\circ}\text{C}$  et le moment où débute l'augmentation des échanges gazeux (LE BERRE, 1959).

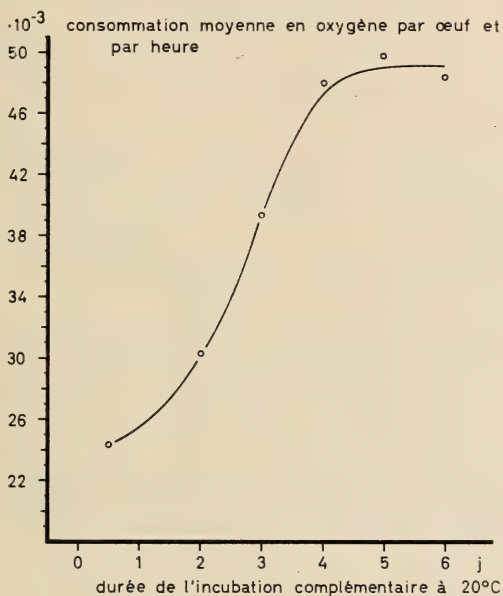


FIG. 62.

Consommation en oxygène des œufs au cours de l'incubation complémentaire à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .

- b) L'activité respiratoire se stabilise dès le quatrième jour d'incubation complémentaire entre 48 et 50 millièmes de millimètre cube d'oxygène par heure et par œuf.

C'est également à ce moment que se produisent les premières éclosions. On peut donc admettre qu'il s'agit là du niveau respiratoire maximal que peuvent atteindre les œufs de Tordeuse durant la post-diapause à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .

- c) Les chenilles néonates, dont on mesure l'activité respiratoire de la même façon que celle des œufs, dans un tube capillaire, où elles sont plus ou moins immobilisées par de l'ouate, ont des besoins en oxygène nettement plus élevés que les œufs près

d'éclore, puisque leur niveau respiratoire s'élève jusqu'à 134,5 millièmes de millimètre cube par heure et par chenille. Cette différence importante entre les besoins en oxygène des chenilles près d'éclore et des chenilles néonates s'explique par le fait que ces dernières ont une activité musculaire bien plus importante que les premières, pratiquement immobilisées à l'intérieur du chorion.

#### 5.5. *Le quotient respiratoire (Q.R.)*

Le quotient respiratoire des œufs en activité et en diapause est déterminé de la façon suivante:

- a) On mesure normalement la consommation en oxygène d'une certaine quantité d'œufs d'âge connu.
- b) En même temps, on enregistre les variations horaires de volume d'un tube contenant une cinquantaine d'œufs du même âge que ceux du premier tube, mais dépourvu de soude caustique.
- c) La différence entre la variation de volume du premier tube et celle du second tube représente le volume moyen de gaz carbonique rejeté par les œufs en une heure.
- d) Le quotient respiratoire est défini comme le rapport du volume de gaz carbonique rejeté en une heure par un œuf au volume d'oxygène consommé par un œuf dans le même intervalle de temps.
- e) Le quotient respiratoire permet de calculer la part qui revient aux glucides par rapport aux lipides dans l'énergie libérée par les mécanismes de la respiration.

La petite quantité de mesures effectuées au cours de cette expérience donne aux résultats obtenus (Tableau XIX) un caractère provisoire. Les conclusions qu'on peut en tirer ne sont pas définitives; elles exigeraient pour le devenir une expérimentation plus longue et plus fournie. Ces conclusions sont les suivantes:

- a) Le quotient respiratoire s'élève à 0,76 pour des œufs âgés d'un jour. Les lipides fournissent à ce moment près de 80% de l'énergie libérée par la respiration.

- b) Le quotient respiratoire se met à augmenter dès le deuxième jour d'incubation. Il atteint l'unité au huitième jour. On en déduit que la totalité de l'énergie libérée par la respiration chez des œufs âgés de huit jours provient des glucides.

TABLEAU XIX

*Evolution du quotient respiratoire au cours des incubations initiale et réactivante*

Age des œufs en jours	Durée en jours de la réactivation à +2° C	Nombre d'œufs	Nombre de répétitions	Q. R. moyen		Pourcentage d'énergie fournie par les glucides
					Erreur-standard	
1	0	315	6	0,76	0,04	21,7
2	0	152	3	0,85	0,01	52,5
3	0	153	3	0,93	0,04	78,6
4	0	149	3	0,97	0,02	91,8
5	0	150	3	0,92	0,01	73,1
6	0	107	2	0,96	0,01	91,8
7	0	124	2	0,96	0,03	91,8
8	0	48	1	1,02	—	100
9-168	0- 97	442	9	0,88	0,03	61,4
176-227	104-167	381	8	0,81	0,01	39,5

- c) Au cours de la diapause, l'apport en énergie des glucides est en moyenne de 60% par rapport aux lipides, comme l'indique le quotient respiratoire moyen stabilisé à 0,88. L'examen des quotients respiratoires de différents insectes en diapause (Tableau XX) semble démontrer que la plus grande variété de régime est possible au cours de cette période.

AGRELL (1951) attribue le quotient respiratoire très bas de *Phalera bucephala* à une combustion incomplète des lipides ou à une transformation de ceux-ci en glucides. Il semble établi, par ailleurs, que *Melanoplus differentialis* (BOELL, 1935) et *Platysamia cecropia* consomment surtout des lipides pendant la diapause. Enfin, selon CHINO (1958), le quotient respiratoire supérieur à 1 chez les œufs en diapause de *Bombyx mori* semble indiquer que des oxydants autres que l'oxygène sont utilisés comme accepteurs d'hydrogène pendant cette période. CHINO a pu en outre démontrer que les besoins énergétiques des œufs



en diapause du Ver à soie étaient couverts par la transformation anaérobie des réserves de glycogène en sorbitol et en glycérol, ces deux substances étant produites par la réduction (hydrogénation) du glucose, du fructose et de la phosphohydroxyacétone.

TABLEAU XX

*Tableau des quotients respiratoires de différents insectes en diapause*

Espèce	Ordre	Stade de diapause	Q.R.	Pourcentage d'énergie fournie par les glucides	Auteur
<i>Phalera bucephala</i> . . .	Lép.	N	0,35	—	AGRELL, 1951
<i>Melanoplus differentialis</i> .	Orth.	O	0,71	0-10	BOELL, 1935
<i>Platysamia cecropia</i> . . .	Lép.	N	0,78	20-30	SCHNEIDERMANN and WILLIAMS, 1953
<i>Zeiraphera griseana</i> . . .	Lép.	O	0,88	60	Présent travail
<i>Bombyx mori</i> . . . . .	Lép.	O	1,3-1,4	—	CHINO, 1958

- d) Au-delà d'une centaine de jours de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , les œufs de Tordeuse reviennent à un régime où les lipides jouent à nouveau un rôle prédominant en fournissant environ 60% de l'énergie libérée par la respiration.

#### 5.6. Action du cyanure de potassium sur la respiration des œufs

L'action du cyanure sur la respiration des œufs de Tordeuse est étudiée de la façon suivante: L'activité respiratoire d'une vingtaine d'œufs, d'âge connu, est tout d'abord mesurée pendant 4 à 5 heures, de la même manière que dans l'expérience n° 1. Puis les œufs sont retirés du tube capillaire et sont plongés pendant une heure dans une solution à 0,1 M de cyanure de potassium. Ils sont ensuite rincés à l'eau distillée et séchés avec de l'ouate hydrophile avant d'être réintroduits dans un tube capillaire où leur consommation horaire en oxygène sera à nouveau mesurée pendant 4 à 5 heures.

La sensibilité ou la résistance au cyanure est exprimée par le taux d'inhibition (en %) de la respiration après le traitement au cyanure.

Compte tenu de la faible quantité de mesures effectuées au cours de cette expérience, il est impossible de donner un caractère définitif aux résultats obtenus. Il s'agit plutôt d'y voir l'approximation

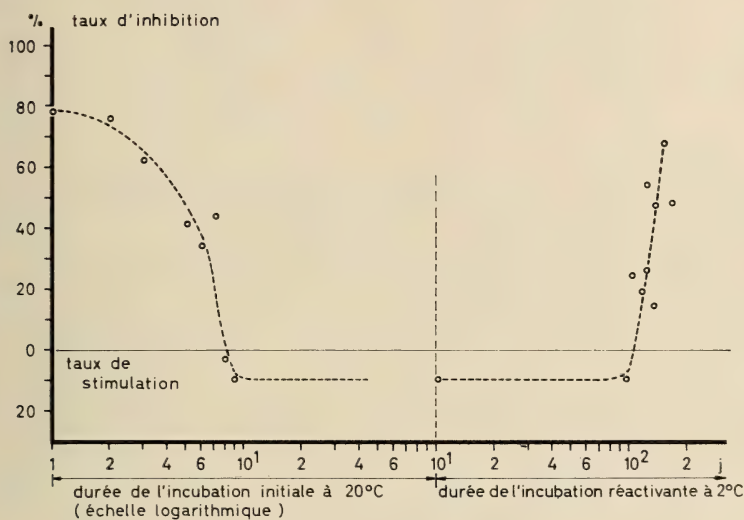


FIG. 63.

Taux d'inhibition et de stimulation de la respiration des œufs traités au cyanure pendant l'incubation initiale à + 20° C et l'incubation réactivante à + 2° C.

qualitative de phénomènes qui nécessiteraient une étude plus précise et plus longue. Ces résultats, exprimés sur le tableau XXI et la figure 63, permettent néanmoins de tirer provisoirement les conclusions suivantes :

- La sensibilité des œufs de Tordeuse au cyanure est maximale à l'âge d'un jour.
- Dès ce moment, la résistance des œufs au cyanure augmente régulièrement et devient totale à l'âge de 8 jours. Elle se maintient ainsi durant toute la diapause. Ce phénomène est en accord avec les données de la littérature, bien que, chez les autres insectes étudiés, la résistance au cyanure pendant la

TABLEAU XXI  
*Action du cyanure sur la respiration des œufs*

Stade de développement	Age des œufs en jours	Durée de la réaction à + 2° C	Nombre d'œufs	Nombre de répétitions	Volume moyen d'O <sub>2</sub> consommé par œuf et par heure en mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> /h/œuf		Consommation résiduelle moyenne (après KCN)		Taux d'inhibition de la respiration en %
					avant KCN	après KCN	mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> /h/œuf	Erreur-standard	
Prédiapause	1	0	24	1	16,8 . 10 <sup>-3</sup>	3,6 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	78,6
	2	0	22	1	12,5 . 10 <sup>-3</sup>	3,0 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	76,0
	3	0	19	1	11,1 . 10 <sup>-3</sup>	4,2 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	62,2
	5	0	19	1	7,9 . 10 <sup>-3</sup>	4,6 . 10 <sup>-3</sup>	3,7 . 10 <sup>-3</sup>	0,3 . 10 <sup>-3</sup>	41,8
	6	0	23	1	4,6 . 10 <sup>-3</sup>	3,0 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	34,8
	7	0	22	1	4,3 . 10 <sup>-3</sup>	2,4 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	44,2
	8	0	59	2	4,2 . 10 <sup>-3</sup>	4,3 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	— 2,4
	9-168	0-97	216	9	3,2 . 10 <sup>-3</sup>	3,5 . 10 <sup>-3</sup>	3,5 . 10 <sup>-3</sup>	0,5 . 10 <sup>-3</sup>	— 9,8
Diapause	176	104	29	1	6,5 . 10 <sup>-3</sup>	4,9 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	24,6
	177	118	40	1	9,4 . 10 <sup>-3</sup>	7,6 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	19,2
	171	122	16	1	10,2 . 10 <sup>-3</sup>	7,5 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	26,5
	180	125	21	1	14,3 . 10 <sup>-3</sup>	6,5 . 10 <sup>-3</sup>	7,1 . 10 <sup>-3</sup>	0,5 . 10 <sup>-3</sup>	54,5
	197	132	20	1	11,6 . 10 <sup>-3</sup>	9,9 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	44,7
	199	139	20	1	13,0 . 10 <sup>-3</sup>	6,8 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	47,7
	212	153	21	1	18,8 . 10 <sup>-3</sup>	6,0 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	68,1
	227	167	23	1	16,6 . 10 <sup>-3</sup>	8,5 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	48,8
Postdiapause	176	104	29	1	6,5 . 10 <sup>-3</sup>	4,9 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	24,6
	177	118	40	1	9,4 . 10 <sup>-3</sup>	7,6 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	19,2
	171	122	16	1	10,2 . 10 <sup>-3</sup>	7,5 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	26,5
	180	125	21	1	14,3 . 10 <sup>-3</sup>	6,5 . 10 <sup>-3</sup>	7,1 . 10 <sup>-3</sup>	0,5 . 10 <sup>-3</sup>	54,5
	197	132	20	1	11,6 . 10 <sup>-3</sup>	9,9 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	44,7
	199	139	20	1	13,0 . 10 <sup>-3</sup>	6,8 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	47,7
	212	153	21	1	18,8 . 10 <sup>-3</sup>	6,0 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	68,1
	227	167	23	1	16,6 . 10 <sup>-3</sup>	8,5 . 10 <sup>-3</sup>	—	—	48,8

diapause ne soit jamais complète. C'est ainsi que pour les œufs en diapause de *Melanoplus differentialis* le résidu respiratoire, après traitement au cyanure, est de 80% (ROBBIE, BOELL and BODINE, 1938), tandis que chez les pupes de *Bupalus piniarius* ce résidu n'est que de 40 à 50% au maximum (SCHOONHOVEN, 1962).

- c) Après une incubation réactivante d'une centaine de jours à + 2° C, la résistance au cyanure diminue régulièrement. L'activité respiratoire d'œufs réactivés pendant environ 150 jours est inhibée de 50 à 70% par le cyanure.

On sait que la cytochrome-oxydase (oxydase terminale de la chaîne respiratoire) est bloquée par le cyanure, ce qui empêche l'oxydation du cytochrome *c* réduit et entrave la respiration de façon irréversible (KARLSON, 1961; LEES, 1955). L'insensibilité au cyanure des œufs en diapause peut être due à une ou plusieurs des causes suivantes:

- a) La cytochrome-oxydase est absente des embryons en diapause. Cette hypothèse semble devoir être rejetée, car le ferment rouge de Warburg est décelable tout au long de la diapause des œufs de *Melanoplus differentialis* (ALLEN, 1940).
- b) La cytochrome-oxydase est présente pendant la diapause, mais inactivée. Dans ce cas, le cytochrome *b<sub>5</sub>*, insensible au cyanure et légèrement autoxydable, joue ce rôle d'oxydase terminale, comme c'est le cas, semble-t-il, pour les pupes de *Platysamia cecropia* (SANBORN and WILLIAMS, 1950; SHAPPIRIO and WILLIAMS, 1953). En outre, il se pourrait, comme le suggère HELLER (1947), que la tyrosinase puisse, pendant la diapause, fonctionner comme oxydase terminale.
- c) Le cytochrome *c* disparaît presque complètement des pupes en diapause de *Platysamia cecropia* tandis que la cytochrome-oxydase reste décelable et active (SHAPPIRIO and WILLIAMS, 1957 a et 1957 b). Se basant sur ces faits, HARVEY (1962) émet l'hypothèse suivante: La faible intensité respiratoire et l'insensibilité au cyanure qui caractérisent les organismes en diapause sont dues à la quasi-disparition, durant cette période, du cyto-



chrome *c*. La chaîne respiratoire est ainsi presque complètement bloquée au niveau du cytochrome *c*, entraînant l'arrêt de l'activité de la cytochrome-oxydase. En outre, rien n'empêche, semble-t-il, que le cytochrome *b<sub>5</sub>* fonctionne à ce moment-là en tant qu'oxydase terminale.

Néanmoins, le choix d'une de ces hypothèses dans le cas des œufs de *Zeiraphera griseana*, pour rendre compte de la baisse du métabolisme respiratoire et de l'insensibilité au cyanure pendant la diapause, est prématuré. Une étude complémentaire spéciale serait nécessaire pour trancher la question.

- d) A l'insensibilité au cyanure des œufs en diapause de *Zeiraphera griseana* s'ajoute une très nette stimulation de l'activité respiratoire par cette substance. Cette activation disparaît d'ailleurs avec la reprise du développement. Des phénomènes semblables sont rapportés par SCHOONHOVEN (1962), MACELROY (1947) et WOLF (1950).

Il semble possible d'admettre que l'action du cyanure sur un organisme est double. En effet, d'un côté, cette substance bloque la respiration au niveau de la cytochrome-oxydase, tandis que, par ailleurs, à un autre niveau, elle stimule cette même respiration. Dans un organisme en pleine activité, le premier effet masque la manifestation du second. Pendant la diapause, au contraire, seul l'effet stimulateur du cyanure est mis en évidence, du fait que l'inhibition de la respiration est nulle.

- e) Pendant la prédiapause, la consommation résiduelle en oxygène après traitement par le cyanure est en moyenne de 3,7 millièmes de millimètre cube par œuf et par heure. Or, on sait que, pendant la diapause, un œuf consomme normalement à peu près la même quantité en une heure, soit 3,3 millièmes de millimètre cube, valeur considérée comme étant celle du métabolisme de base (HARVEY, 1962). Ce fait suggère que le métabolisme de base n'est inhibé par le cyanure ni durant la prédiapause ni durant la diapause et qu'il reste constant durant ces deux périodes. Il en résulte que, pendant la période qui précède l'arrêt du développement, le cyanure inhibe seulement l'activité respiratoire qui couvre les besoins énergétiques de la morphogénèse.

- f) Dès que la diapause est suffisamment éliminée (après environ 100 jours de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ ), la consommation résiduelle en oxygène après traitement par le cyanure s'élève en moyenne à 7,2 millièmes de millimètre cube par œuf et par heure. Ainsi l'augmentation des échanges gazeux après l'élimination de la diapause n'est pas due seulement à la reprise de la morphogenèse mais également à l'élévation du niveau du métabolisme de base.
- g) Il semble donc que, dès l'âge d'un jour, les œufs de Tordeuse soient marqués, entre autres, par un métabolisme de base réduit qui se maintiendra au même niveau avant et pendant la diapause et qui n'atteindra sa valeur normale qu'au cours de la post-diapause. Tout se passe comme si le métabolisme de base se mettait, dès le premier jour d'incubation, en régime de diapause. Il apparaît ainsi que la physiologie des œufs pendant la prédiapause n'est pas quantitativement et peut-être qualitativement comparable, à température égale, avec la physiologie des œufs durant la post-diapause. Cette constatation est confirmée par le fait que, pendant la prédiapause, les œufs univoltins de *Locusta migratoria* ont, à température égale, une activité respiratoire plus faible que les œufs polyvoltins de même âge. Ce n'est que durant la post-diapause que les premiers atteindront, à stade de développement égal, la même consommation en oxygène que les seconds (LE BERRE, 1959).

## 6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET DISCUSSION

Les expériences et les observations décrites dans le présent travail permettent d'esquisser les grandes lignes du développement embryonnaire de *Zeiraphera griseana*, aussi bien au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique.

La Tordeuse du mélèze est un insecte univoltin caractérisé par une diapause embryonnaire obligatoire comme le montrent les faits suivants:

- a) Dans la nature, après une semaine d'incubation à température ambiante, en plein mois d'août, tous les œufs cessent de se

développer et entrent en diapause, alors que les conditions climatiques sont parfaitement compatibles avec la poursuite de l'embryogenèse.

- b) Les œufs sont incapables d'achever leur développement à la température constante de  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Seul, un faible pourcentage (8%) éclot après une incubation très longue de 140 jours en moyenne.

#### 6.1. *La prédiapause*

Durant cette période se déroule toute une série de phénomènes précurseurs de la diapause. Dès la vingt-quatrième heure d'incubation à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ , les embryons qui ont atteint le stade « ceinturon » en sont au maximum de leur activité mitotique (79,2 mitoses/œuf) et respiratoire ( $18,0 \cdot 10^{-3} \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{œuf/heure}$ ), ainsi qu'au maximum de leur sensibilité au cyanure, qui inhibe alors 78,6% de leur respiration. A partir de ce moment, les mitoses se font de plus en plus rares, l'intensité des échanges gazeux et la sensibilité au cyanure diminuent. Après une incubation de 3 jours et 14 heures, l'organogenèse cesse complètement pour ne reprendre qu'une fois la diapause éliminée. Néanmoins, la morphogenèse n'est alors pas encore complètement interrompue puisque les mitoses ne disparaissent totalement qu'après 6 jours. Il faut préciser que cette activité mitotique, qui ne reparait qu'une fois la diapause éliminée, cesse tout d'abord dans le thorax le cinquième jour, puis dans la tête au bout de 5 jours et 8 heures, enfin dans l'abdomen dès le sixième jour. Ce « gradient antéro-postérieur » de disparition des mitoses, ou d'entrée en diapause, suggère irrésistiblement l'arrêt d'activité d'un centre, commandant à la fois la morphogenèse et l'activité mitotique, arrêt d'activité qui provoque, de proche en proche, l'arrêt du développement de l'embryon. Il pourrait fort bien s'agir du centre différenciateur, situé aux abords du thorax chez les Lépidoptères (WEBER, 1954). Les échanges gazeux et le taux d'inhibition de la respiration par le cyanure atteignent l'un et l'autre leur valeur minimale dès le neuvième jour de l'incubation à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Enfin, le quotient respiratoire des œufs passe de 0,76 le premier jour, à 1,02 le huitième jour d'incubation, ce qui semble indiquer un changement de régime en faveur des glucides et au détriment des lipides.



## 6.2. *La diapause*

Les embryons en diapause sont complètement métamérisés. La gastrulation est achevée, mais l'hypoblaste n'est pas encore différencié en endoderme et en mésoderme. L'activité respiratoire des œufs est minimale, le volume d'oxygène consommé par œuf et par heure étant en moyenne de 3,3 millièmes de millimètre cube. Non seulement le taux d'inhibition de la respiration par le cyanure est nul (ce qui indique, semble-t-il, que l'oxydation de l'hydrogène se fait par une voie inhabituelle qui n'aboutit pas à la cytochrome-oxydase), mais encore, on enregistre une très faible stimulation des échanges gazeux.

Considérée comme l'expression du métabolisme de base (HARVEY, 1962), la consommation moyenne en oxygène des œufs en diapause est sensiblement égale aux consommations résiduelles des œufs en prédiapause et en diapause, après traitement au cyanure. Comme le montre le quotient respiratoire moyen égal à 0,88, les dépenses d'énergie sont couvertes, dans l'œuf en diapause, par les glucides dans la proportion de 61,4%, le reste étant dévolu aux lipides.

On sait aussi que l'élimination de la diapause requiert des conditions thermiques bien précises. L'expérience a montré que les œufs nécessitent une incubation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  d'au moins 120 jours pour que leur développement reprenne dans une proportion satisfaisante, avec un pourcentage d'éclosions appréciable (70%) et une incubation complémentaire de durée minimale. (Remarquons en passant que cette valeur de  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , qui représente la température de réactivation optimale, est inférieure au seuil d'éclosion, proche de  $+ 4^{\circ}\text{C}$  et légèrement supérieure au seuil de développement embryonnaire). Ces faits sont confirmés par la mesure de la respiration des œufs, au cours du traitement réactivant à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , et par l'observation des coupes microscopiques d'œufs fixés durant cette période. En effet, la consommation en oxygène se remet à croître très nettement après une incubation réactivante à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  d'environ 100 jours, alors qu'il faut attendre jusqu'aux environs du cent trentième jour avant de pouvoir constater, sur les coupes, une reprise indubitable de l'embryogenèse. Il s'avère également que les phénomènes liés à la reprise du développement se succèdent selon un ordre inverse à celui qui marque l'entrée en diapause, où l'interruption de la morphogenèse précédait le ralentissement



des processus physiologiques. En outre, les modalités de l'incubation initiale influent de façon importante sur les résultats de la réactivation. En effet, le pourcentage d'éclosions est fonction, à réactivation égale, de la température de l'incubation initiale, étant donné qu'une température relativement basse ( $+ 11^{\circ}\text{C}$ ) induit un taux d'éclosions plus important que ne le fait une température plus élevée ( $+ 20^{\circ}\text{C}$ ). De plus, la durée de l'incubation complémentaire est fonction de la durée de l'incubation initiale à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ : une incubation initiale courte de 3 à 6 jours suscite une incubation complémentaire moyenne de durée plus courte que ne le fait une incubation initiale longue de 15 à 40 jours. Il existe, semble-t-il, entre 6 et 15 jours d'incubation initiale, une limite dont le dépassement entraîne un allongement de la durée de l'incubation complémentaire. A ce propos, la mesure de l'activité respiratoire montre que la courbe des échanges gazeux atteint sa valeur minimale dès le neuvième jour de l'incubation initiale à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Ce neuvième jour, qui marque le moment physiologique de l'entrée en diapause, pourrait fort bien constituer, pour cette raison, la frontière entre une incubation initiale « courte » et une incubation initiale « longue ».

Une incubation réactivante débutant avant que la diapause soit physiologiquement installée donnerait aux œufs la possibilité d'éclore plus rapidement, alors qu'une incubation réactivante qui commencerait après l'arrêt physiologique du développement provoquerait chez les œufs un allongement de l'incubation complémentaire, une fois la diapause éliminée. En d'autres termes, la diapause est moins intense (donc moins longue à éliminer) si la réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  est précédée d'une incubation initiale à  $+ 20^{\circ}\text{C}$  d'une durée inférieure à 9 jours.

### 6.3. *La post-diapause*

Sitôt la diapause éliminée par une réactivation d'au moins 120 jours à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , le développement reprend et sa vitesse est, dès lors, directement fonction de la température. Chez les œufs dont la réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  se prolonge au-delà de 100 jours, l'activité respiratoire et la sensibilité au cyanure se remettent à croître régulièrement. En même temps, le quotient respiratoire moyen s'abaisse à 0,81 indiquant que les glucides ne couvrent plus que 40% des besoins en énergie de l'œuf, par rapport aux lipides.

#### 6.4. *Le développement post-embryonnaire*

L'expérience a montré que les modalités de la réactivation par le froid des œufs en diapause avaient des répercussions très nettes sur la vitalité post-embryonnaire des Tordeuses. En effet, les taux d'adultes les plus élevés et les longévités post-embryonnaires moyennes les plus longues sont obtenus après des périodes de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  d'au moins 120 jours. Il n'est pas non plus téméraire de penser que les mêmes conditions de réactivation devraient également avoir les répercussions les plus favorables sur la fécondité et la fertilité des individus ainsi traités au cours de leur vie embryonnaire.

#### 6.5. *Aspects écologiques de la diapause de Zeiraphera griseana*

Les résultats des essais de réactivation en laboratoire apportent de nombreux éléments qui facilitent la compréhension des modalités de l'hibernation des œufs de *Zeiraphera griseana* dans la nature et éclairent les particularités de la répartition géographique des dommages qu'elle cause en période de pullulation. A ce moment, en effet, les dégâts caractérisés par le brunissement des peuplements sont localisés dans une zone située entre 1700 et 2000 m. En outre, il n'y a jamais de dégâts remarquables en-dessous de 1200 m (AUER, 1961; BALTENSWEILER, 1962).

Or, les expériences en laboratoire ont montré que:

- a) L'incubation initiale se déroule dans les conditions les plus favorables à une température proche de  $+ 11^{\circ}\text{C}$ .
- b) La mortalité embryonnaire des œufs réactivés n'est pratiquement pas affectée par la durée de l'incubation initiale en-deçà d'une certaine limite supérieure à 55 jours et inférieure à 140 jours. Après une incubation initiale de 140 jours à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ , que la réactivation intervienne ensuite ou non, la mortalité embryonnaire est alors d'environ 90%.
- c) L'élimination de la diapause exige une incubation réactivante à  $+ 2^{\circ}\text{C}$  d'au moins 100 à 120 jours. Si l'incubation réactivante se prolonge, le développement reprend (très lentement, il est vrai), et, après 200 jours environ, les œufs contiennent de jeunes chenilles prêtes à éclore, mais qui ne peuvent le faire à cette

température et qui doivent fatalement mourir à plus ou moins brève échéance, si elles sont maintenues au froid. Au-delà de 200 jours de réactivation à  $+ 2^{\circ}\text{C}$ , se dresse donc une limite dont le dépassement a pour conséquence une mortalité embryonnaire de plus en plus élevée.

Ces données définissent, en théorie, le climat idéal qui devrait permettre un développement optimal des œufs de *Zeiraphera griseana*. Or, BALTENSWEILER a montré, par des expériences en plein air commencées en 1961 et non encore publiées, que ces conditions théoriques, déduites d'essais en laboratoire, se trouvent pratiquement toutes réalisées en Engadine (comme d'ailleurs dans la plupart des vallées alpines où le mélèze prospère). On sait, en effet, que la majorité des œufs de *Zeiraphera griseana* sont pondus en Engadine au mois d'août alors que la température moyenne y est, en général, de  $11^{\circ}\text{C}$  (МАКСЫМОВ, 1959). Bien que cette température moyenne commence dès le mois d'août à baisser régulièrement, les températures propres à assurer la réactivation ne s'y manifestent qu'à la fin octobre, si bien que l'incubation initiale n'y dure jamais plus de 90 jours. Enfin, l'incubation réactivante s'étend de novembre à fin avril, c'est-à-dire pendant environ 180 à 200 jours. Il faut préciser en outre que la diapause est éliminée au bout de 120 jours déjà, et que les œufs sont dès lors susceptibles de reprendre leur développement dès que la température s'y prête. Il ressort de ces constatations que, en Engadine, les températures de l'automne et de l'hiver ne constituent pas un facteur capable de provoquer une mortalité élevée des œufs et par conséquent une limitation des populations.

Il n'en va pas de même dans les zones basses des Grisons (la région de Coire, située à 800 m d'altitude, par exemple). En effet, les températures relativement élevées du printemps et de l'été y accélèrent le développement larvaire et nymphal de telle sorte que les adultes apparaissent déjà en juin. Les œufs pondus à cette époque subissent une incubation initiale dont la température moyenne est plus élevée qu'en Engadine (moyenne pour juillet:  $17,3^{\circ}\text{C}$ , moyenne pour août:  $16,8^{\circ}\text{C}$ ) et qui est surtout extrêmement longue, puisqu'elle peut durer de début juin à fin octobre, soit environ 120 à 150 jours. Or, les essais d'incubation à température constante en laboratoire ont montré qu'un faible pourcentage



d'œufs (8%) pouvaient éclore au bout de 140 jours en moyenne à  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Ce fait est confirmé par l'éclosion, en octobre, dans la région de Coire, d'une certaine quantité d'œufs qui y avaient été pondus au cours du mois de juin (BALTENSWEILER, 1963, communication verbale). D'ailleurs, il est possible d'affirmer sans crainte de se tromper que ces quelques jeunes chenilles, à proximité de l'hiver, auront péri, faute de nourriture adéquate. Quant aux rares œufs qui auront survécu dans la masse des œufs non éclos à fin octobre, l'hiver en aura décimé la plupart, si bien que les rescapés devraient être, au printemps, juste assez nombreux pour assurer la survivance de l'espèce dans ces régions.

Les exigences thermiques des œufs de la Tordeuse pourraient également être la cause de mortalités élevées dans les peuplements de mélèzes situés au-dessus de 2000 m, étant donné que les conditions climatiques qui y règnent devraient gêner notablement l'évolution embryonnaire durant l'hiver. En effet, les températures y sont nettement inférieures à l'optimum ( $+ 2^{\circ}\text{C}$ ), favorisant l'élimination de la diapause et, surtout, l'incubation réactivante y est extrêmement longue à cause de la précocité de l'hiver et de la tardive apparition du printemps.

Il résulte de ces faits, que les facteurs climatiques responsables, dans la nature, de l'élimination de la diapause embryonnaire de *Zeiraphera griseana* pourraient conditionner, au moins partiellement, l'évolution dynamique de cette espèce sur son aire de répartition. Il semble en effet admissible que dans la zone optimale située entre 1600 et 2000 m (et qui englobe l'Engadine) l'espèce trouve, au cours de l'hiver, des conditions à ce point favorables qu'elles ne provoquent qu'une mortalité très faible, insuffisante en tout cas pour empêcher les accroissements de populations lors de la phase de progression. Au contraire, hors de la zone optimale, c'est-à-dire en-dessus de 2000 m et au-dessous de 1600 m, les facteurs climatiques agissent dans un sens défavorable en induisant une mortalité élevée avant et pendant l'hibernation, ce qui contribue à maintenir la densité des populations à un niveau très bas et à empêcher toute pullulation.

Enfin, la diapause intervient également dans l'écologie de la Tordeuse du mélèze en synchronisant, dans la zone de l'optimum, le cycle évolutif de cette espèce avec celui de sa plante-hôte. Il est en effet vital pour l'œuf de Tordeuse de différer son éclosion jusqu'au printemps, afin de trouver, à ce moment, une nourriture qualita-



tivement et quantitativement adéquate. Un développement ininterrompu se terminant par l'éclosion des œufs en automne entraînerait évidemment la perte des chenilles incapables de se nourrir des aiguilles de mélèze jaunissantes et trop coriaces pour elles en cette saison.

## 7. RÉSUMÉ

Le présent travail est consacré à l'étude de la diapause embryonnaire et de l'embryogenèse de *Zeiraphera griseana*. Il a permis de préciser les faits suivants:

- a) La diapause débute après une incubation d'environ 6 jours à  $+ 20^{\circ} \text{C}$ .
- b) L'arrêt du développement interrompt aussi l'activité mitotique qui ne peut reprendre qu'une fois la diapause éliminée.
- c) Les œufs en diapause contiennent des embryons dont la métamérisation et la gastrulation viennent de s'achever.
- d) Les œufs en diapause sont pour la plupart (92%) incapables de terminer leur développement s'ils sont incubés à la température constante de  $+ 20^{\circ} \text{C}$ .
- e) L'élimination de la diapause est assurée par une incubation réactivante d'au moins 120 jours à  $+ 2^{\circ} \text{C}$ .
- f) L'élimination de la diapause est plus facile (en d'autres termes, la diapause est moins intense) si l'incubation réactivante de 120 jours à  $+ 2^{\circ} \text{C}$  est précédée d'une incubation initiale à  $+ 11^{\circ} \text{C}$ , plutôt qu'à  $+ 20^{\circ} \text{C}$ .
- g) Les modalités de la réactivation par le froid exercent leur influence jusque sur la vitalité post-embryonnaire de *Zeiraphera griseana*. En effet, les taux d'émergences des adultes et la longévité post-embryonnaire s'accroissent avec l'augmentation de la durée de l'incubation réactivante à  $+ 2^{\circ} \text{C}$ . Les valeurs les plus élevées sont enregistrées après des incubations réactivantes à  $+ 2^{\circ} \text{C}$  d'au moins 120 jours.
- h) La température la plus favorable au développement, une fois la diapause éliminée, est proche de  $+ 20^{\circ} \text{C}$ , tandis que l'humidité relative optimale est de 52 à 94%.

- i) L'activité respiratoire des œufs devient de plus en plus faible au cours de la prédiapause et se stabilise autour d'une valeur minimale après 9 jours d'incubation à  $+ 20^{\circ}$  C. Après un séjour au froid d'au moins 100 jours, la consommation en oxygène se remet à augmenter régulièrement jusqu'à l'éclosion.
- k) Le quotient respiratoire des œufs passe, au cours de la prédiapause, de 0,76 (premier jour d'incubation) à 0,88 au moment de l'arrêt du développement. Il se maintient à cette valeur durant toute la diapause. Le quotient respiratoire n'est plus que de 0,81 pendant la post-diapause.
- l) La résistance des œufs au cyanure augmente durant la prédiapause. Elle est complète pendant la durée de la diapause. Une faible stimulation de la respiration par le cyanure est même enregistrée au cours de cette période. Dès que le développement reprend, les œufs redeviennent sensibles au cyanure.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die Embryonaldiapause des Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hbn) wird unter ökologischen und physiologischen Gesichtspunkten untersucht und die Embryogenese beschrieben. Es hat sich folgendes ergeben:

- a) Die Diapause beginnt nach einer 6-tägigen Inkubationszeit bei  $+ 20^{\circ}$  C.
- b) Während der Entwicklungsruhe finden keine Mitosen statt. Sie setzen erst nach Aufhebung der Diapause wieder ein.
- c) Die Diapauseeier enthalten Embryonen, deren Keimblätterbildung und Segmentierung vollendet sind.
- d) Die meisten Diapauseeier (92%) sind unfähig, sich bei einer konstanten Temperatur von  $+ 20^{\circ}$  C weiter zu entwickeln.
- e) Die Diapause wird durch eine Reaktivationszeit von mindestens 120 Tagen bei  $+ 2^{\circ}$  C aufgehoben.
- f) Die Intensität des Diapausezustands ist von der während der vorausgegangenen Inkubationszeit herrschenden Temperatur

abhängig. Die Diapause ist leichter aufzuheben, wenn die 120-tägige Reaktivationszeit bei  $+ 2^{\circ}\text{C}$  einer Inkubation bei  $11^{\circ}\text{C}$  statt  $20^{\circ}\text{C}$  folgt.

- g) Unterschiedliche Zeit- Temperaturkombinationen bei der Kältereaktivierung üben ihren Einfluss bis auf die Vitalität aller postembryonalen Stadien aus. Die Schlüpfzeiten der Imagines und damit die mittlere postembryonale Gesamtlebensdauer nehmen mit der Verlängerung der Reaktivationszeit bei  $+ 2^{\circ}\text{C}$  zu. Die maximalen Werte sind nach einer Reaktivationszeit von 120 Tagen bei  $+ 2^{\circ}\text{C}$  erreicht.
- h) Die günstigste Temperatur für die Postdiapauseentwicklung liegt nahe  $+ 20^{\circ}\text{C}$ , der optimale relative Feuchtigkeitsbereich zwischen 52 und 94%.
- i) Die Atmungsaktivität der Eier nimmt während der Praediapause ab und wird minimal nach einer 9-tägigen Inkubation bei  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . Nach einem Aufenthalt in der Kälte von mindestens 100 Tagen fängt der Sauerstoffverbrauch an, regelmässig bis zum Schlüpfen der Räumchen zuzunehmen.
- k) Der Respirationsquotient steigt während der Praediapause von 0,76 am ersten Bruttag auf 0,88 beim Diapausebeginn an. Dieser Wert bleibt während der gesamten Diapause unverändert. Während der späteren Embryonalentwicklung beträgt er nur noch 0,81.
- l) Die Cyanidwiderstandsfähigkeit der Eier nimmt während der Praediapause zu. Sie hat ihr Maximum während der Diapause. In dieser Periode lässt sich sogar eine schwache Stimulation der Atmung durch Cyanid feststellen. Die Eier werden wieder cyanidempfindlich, sobald die Diapause aufgehoben ist.

## SUMMARY

This study deals with the problem of the embryonic diapause and of the embryogenesis of the larch bud moth, *Zeiraphera griseana* Hbn. The following results have been obtained:

- a) The diapause begins after a rearing period of about 6 days at  $- 20^{\circ}\text{C}$ .

- b) The arrest of development interrupts the mitotic activity too, which can only resume after the termination of the diapause.
- c) The diapause eggs contain embryos of which segmentation and gastrulation are just accomplished.
- d) The most diapause eggs (92%) cannot hatch if they are kept at the constant temperature of  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .
- e) The termination of the diapause is assured by a chilling period of at least 120 days at  $+ 2^{\circ}\text{C}$ .
- f) The termination of the diapause is easier (i.e. the diapause is less intense) if the chilling period of 120 days at  $+ 2^{\circ}\text{C}$  is preceded by a preliminary incubation at  $+ 11^{\circ}\text{C}$  rather than at  $+ 20^{\circ}\text{C}$ .
- g) The features of the termination of the diapause by chilling greatly influence the post-embryonic vitality of *Zeiraphera griseana*. The rate of emergences of adults and the post-embryonic longevity grow indeed with the increase of the duration of the chilling period at  $+ 2^{\circ}\text{C}$ . The highest values are registered after chilling periods of at least 120 days at  $+ 2^{\circ}\text{C}$ .
- h) The most favourable temperature for the morphogenesis, after the termination of the diapause, is near of  $+ 20^{\circ}\text{C}$ , whereas the optimal relative humidity is 52 to 94%.
- i) The intensity of respiration of the eggs is more and more decreasing during the praediapause, and it becomes stable around a minimal level after 9 days of incubation at  $+ 20^{\circ}\text{C}$ . After a chilling period of at least 100 days, the oxygen consumption begins again to increase regularly until hatching.
- k) The respiratory quotient of the eggs increases during the praediapause from 0,76 (first day of incubation) to 0,88 at the arrest of development. This level is maintained without any change during the diapause. The respiratory quotient is only of 0,81 during all the post-diapause.
- l) The cyanide insensivity of the eggs increases during the praediapause. The eggs are completely cyanide stable during the diapause. A slight cyanide stimulation is even registered during this period. As soon as the development resumes, the cyanide sensivity of the eggs rises steadily until hatching.



## 8. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABELOOS, M. (1941). *Diapause embryonnaire inconstante chez le Coléoptère Timarcha violacea nigra de Geer*. C. R. Acad. Sci. Paris 212: 722.
- AESCHLIMANN, A. (1958). *Développement embryonnaire d'Ornithodoros moubata (Murray) et transmission transovarienne de Borrelia duttoni*. Acta trop., 15, 1: 15-64.
- AGRELL, I. (1947-8). *Some experiments concerning thermal adjustment and respiratory metabolism in insects*. Arkiv. Zool. 39: 1-48.
- (1951). *The diapause problem*. Année biol. 27: 287.
- (1951). *Pupal diapause caused by vitamin deficiency*. Nature, Lond. 167: 283-284.
- ALLEN, T. H. (1940). *Enzymes in ontogenesis (Orthoptera). XI. Cytochrome oxidase in relation to respiratory activity and growth of the grasshopper egg*. J. Cell. Comp. Physiol. 16: 149-163.
- ANDREWARTHA, H. G. (1943). *Diapause in the eggs of Austroicetes cruciata Sauss. (Acrididae) with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause*. Bull. Ent. Res. 34: 1.
- (1944). *The influence of temperature on the elimination of diapause from the eggs of the race of Austroicetes cruciata Sauss. occurring in West Australia*. Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci. 22: 17.
- (1952). *Diapause in relation to ecology of insects*. Biol. Rev. 27: 50-107.
- and L. C. BIRCH (1954). *The distribution and abundance of animals*. Chicago, University of Chicago Press, 782 pp.
- ARON, M. et P. GRASSÉ (1957). *Précis de biologie animale*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris, 1413 pp.
- AUER, C., W. BALTENSWEILER et P. BOVEY (1959). *Observations sur la dynamique des populations de quelques insectes du mélèze dans les Alpes suisses*. Actes Soc. helv. Sci. nat., Lausanne, 175-177.
- (1961). *Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegung des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana Hübner (= diniana Guénée) im Oberengadin (1949-1960)*. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 37: 175-263.
- BALDWIN, E. (1957). *Biochemie-Einführung in ihre Dynamik*. Weinheim, Verlag Chemie, 356 pp.

- BALTENSWEILER, W. (1955). *Beobachtungen über die Parasiten des Grauen Lärchenwicklers im Engadin*. Mitt. schweiz. Ent. Ges. 28: 296-297.
- und J. P. MOREAU (1957). *Ein Beitrag biologisch-systematischer Art zur Kenntnis der Gattung Phytodietus (Hymenoptera)*. Z. angew. Ent. 41: 279-286.
- (1958). *Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner) im Oberengadin*. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 34: 399-478.
- (1961). *Ueber den Haushalt der Natur. Bündnerwald*. Nov. 1961, Nr. 1: 1-14.
- (1962). *Die zyklischen Massenvermehrungen des grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hb., Tortricidae, Lepidoptera) in den Alpen*. Verh. XI. int. Kongr. Ent., Wien 1960 2: 185-189.
- (1964). *Zeiraphera griseana Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A Contribution to the Problems of Cycles*. Canad. Ent. 96: 792-800.
- BECKEL, W. E. (1958). *Investigations of permeability, diapause and hatching in the eggs of the mosquito Aedes hexodontus Dyar*. Canad. J. Zool. 36: 541-544.
- BENZ, G. (1962). *Untersuchungen über die Pathogenität eines Granulosis-Virus des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana (Guenée)*. (Jugoslavisches Pflanzenschutz Symposium Zagreb 1961.) Agronomski glasnik, 566-573.
- LE BERRE, J. R. (1951). *Action de la température initiale d'incubation sur la diapause embryonnaire du Criquet migrateur des Landes*. C. R. Acad. Sci., Paris 232: 1870-1872.
- (1952). *Contribution à l'étude du phénomène de la diapause embryonnaire chez un Acridien, Locusta migratoria gallica Rem. (Phasis transiens)*. Trans. 9th Int. Ent. Congr., Amsterdam 1951 1: 209-214.
- (1953). *Contribution à l'étude biologique du Criquet migrateur des Landes (Locusta migratoria gallica Rem.)*. Bull. biol. 87: 227.
- (1959). *Caractères biologiques des Locusta de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire*. Ann. Epiphyt. 10: 101-253.
- BODENHEIMER, F. S. (1955). *Précis d'écologie animale*. Paris, Payot, 315 pp.
- BOELL, E. J. (1935). *Respiratory quotients during embryonic development (Orthoptera)*. J. Cell. Comp. Physiol. 6: 369.
- BONNEMAISON, L. (1945). *Arrêts de développement et diapauses*. Ann. Epiphyt. 11: 19-51.
- (1960). *Elimination de la diapause chez la Noctuelle du chou (Mamestra brassicae)*. Bull. Soc. ent., France 65: 73.

- BOVEY, P. (1956). *Le problème de la Tordeuse grise du mélèze Eucosma griseana (Hübner) (Lepidoptera: Tortricidae) dans les forêts alpines*. Proc. 10th Int. Ent. Congr. 4: 123-131.
- (1958). *Beobachtungen über die letzte Lärchenwicklergradation in der Schweiz*. Verhandlungsber. Deutsch. Ges. angew. Ent. 1957 14: 55-59.
- et J. K. MAKSYMOW (1959). *Le problème des races biologiques chez la Tordeuse du Mélèze, Z. griseana (Hb)*. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich, 104.
- BROWNING, T. O. (1952). *The influence of temperature on the completion of diapause in the eggs of Gryllulus commodus Walker*. Aust. J. Sci. Res. B 5: 112.
- BUCHER, G. E. (1959). *Winter rearing of tent caterpillars, Malacosoma spp (Lepidoptera: Lasiocampidae)*. Canad. Ent. 91: 411-416.
- BURGES, H. D. (1960). *Studies on the Dermestid beetle Trogoderma granarium Everts — IV. Feeding growth and respiration with particular reference to diapause larvae*. J. Ins. Physiol. 5: 317-334.
- CHAUVIN, R. (1943). *La diapause embryonnaire chez quelques Tettigonides et plus spécialement chez le Phanéroptère*. Bull. Soc. Ent. France, 69-76.
- (1956). *Physiologie de l'Insecte*. Paris, I.N.R.A., 917 pp.
- CHEN, P. Sh. (1951). *A comparative study of the oxygen consumption in the three lethal mutants « ltr », « lgl » and « lme » of Drosophila melanogaster*. Z. indukt. Abst. u. Vererb. 84: 38-70.
- CHINO, H. (1958). *Carbohydrate metabolism in the diapause egg of the silkworm Bombyx mori II. Conversion of glycogen into sorbitol and glycerol during diapause*. J. Ins. Physiol. 2: 1-12.
- CHRISTENSEN, P. J. H. (1937). *Zur Histologie und Embryologie der überwinterten Eier von Orgyia antiqua L.* Zool. Jb., Anat. 62: 567.
- CHURCH, N. S. (1955). *Hormones and the termination and reinduction of diapause in Cephus cinctus Nort. (Hymenoptera: Cephidae)*. Canad. J. Zool. 33: 339-369.
- and R. W. SALT (1952). *Some effects of temperature on development and diapause in eggs of Melanoplus bivittatus (Say) (Orthoptera: Acrididae)*. Canad. J. Zool. 30: 173.
- COUSIN, G. (1932). *Etude expérimentale de la diapause des Insectes*. Bull. biol., Suppl. 15: 341.
- DAVEY, K. G. (1956). *The physiology of dormancy in the sweet clover weevil (Sitona cylindricollis (Fabr.))*. Canad. J. Zool. 34: 86-98.
- DAWYDOFF, C. (1928). *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*. Masson & C<sup>ie</sup>, Paris.
- DU PORTE, E. M. (1960). *Gastrulation and the entoderm problem in insects*. Ann. Soc. Ent. Québec 6: 45-52.



- EDELMAN, I. M. (1951). *The influence of low temperatures on the family of darkling beetles (Tenebrionidae)* (en russe). Ent. Oboz. 31: 374-385.
- FUKUDA, S. (1951a). *Factors determining the production of non-diapause eggs in Bombyx mori*. Proc. Imp. Acad. Japan 27: 582.
- (1951b). *The production of the diapause eggs by transplanting the suboesophageal ganglion in Bombyx mori*. Proc. Imp. Acad. Japan 27: 672.
- (1952). *Function of the pupal brain and suboesophageal ganglion in the production of non-diapause and diapause eggs in Bombyx mori*. Annot. zool. jap. 25: 149.
- GASOW, H. (1925). *Tortrix viridana, ein geeignetes Objekt zur Untersuchung der Embryonalentwicklung von Schmetterlingen*. Mikrokosmos 18: 25-27.
- GAUMONT, R. (1950). *Etudes embryologiques sur l'œuf de Cheimatobie Operophtera brumata L. Lepidoptera Geometridae*. Ann. Epiphyt. 1: 253-273.
- GERIG, L. (1960). *Zur Morphologie der Larvenstadien einiger parasitischer Hymenopteren des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner)*. Z. angew. Ent. 46: 121-177.
- GILMOUR, D. (1964). *The biochemistry of insects*. New York and London, Academic Press, 343 pp.
- GRANDORI, R. (1924). *Il Filugello e le industrie bacologiche*. Ed. L. Trevisini, Milano.
- HARVEY, W. R. (1962). *Metabolic aspects of insect diapause*. Ann. Rev. Ent. 7: 57-80.
- HASEGAWA, K. (1957). *The diapause hormone of the silkworm Bombyx mori*. Nature, Lond. 179: 1300-1301.
- HELLER, J. (1926). *Chemische Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. — III. Mitteilung: über die «subitane» und «latente» Entwicklung*. Biochem. Z. 169: 208-234.
- (1947). *Metabolism of insect metamorphosis*. Proc. 17th. Int. Congr. Physiol. Oxford 1947, 274-276.
- HIGHNAM, K. C. (1958). *Activity of the brain-corpora cardiaca system during pupal diapause «break» in Mimas tiliae (Lepidoptera)*. Quart. J. Micr. Sci. 99: 73-88.
- HINTON, H. E. (1953). *The initiation, maintenance and rupture of diapause: a new theory*. Entomologist 86: 279.
- HODSON, A. C. and C. J. WEINMANN (1945). *Factors affecting recovery from diapause and hatching of eggs of the forest tent caterpillar, Malacosoma disstria Hbn.* Tech. Bull. Minn. Agric. Exp. Sta. n° 170, 31 pp.
- and M. A. AL RAWY (1956). *Temperature in relation to developmental thresholds of insects*. Proc. 10th. Int. Congr. Ent. Montreal 1956 2: 61-65.



- HUIE, L. H. (1918). *The formation of the germ-band in the egg of the Holly Tortrix Moth, Eudemis naevana (Hb)*. Proc. R. Soc. Edinburgh 38: 154-165.
- JACOBSON, L. A. (1962). *Relation of temperature for hatching to elimination of diapause in eggs of the Pale Western Cutworm, Agrotis orthogonia Morrison (Lepidoptera: Noctuidae)*. Canad. Ent. 94: 889-892.
- (1962). *Diapause in eggs of the Pale Western Cutworm Agrotis orthogonia Morrison (Lepidoptera: Noctuidae)*. Canad. Ent. 94: 515-522.
- JOHANNSEN, O. A. and F. H. BUTT (1941). *Embryology of insects and myriapods*. New York and London, McGraw-Hill Book Company, Inc. 462 pp.
- JOHNSON, G. G. (1940). *Development, hatching and mortality of the eggs of Cimex lectularius L. (Hemiptera) in relation to climate, with observations on the effects of preconditioning to temperature*, Parasitology 32: 127-173.
- KAELIN, A. und C. AUER (1954). *Statistische Methoden zur Untersuchung von Insektenpopulationen, dargestellt am Beispiel des grauen Lärchenwicklers (Eucosma griseana Hb. = Semasia diniana Gn)*. Z. angew. Ent. 36: 241-282, 423-461.
- KARLSON, P. (1961). *Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler*. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 331 pp.
- KELER, VON S. (1956). *Entomologisches Wörterbuch*. Berlin, Akademie-Verlag, 679 pp.
- KISIMOTO, R. (1959). *Studies on the diapause in the planthoppers and leafhoppers (Homoptera)*. — II. *Arrest of development in the 4th and 5th larval stage induced by short photoperiod in the green rice leafhopper, Nephotettix bipunctatus cincticeps Uhler*. Jap. J. Appl. Ent. and Zool. 3: 49-55.
- (1959). *Studies on the diapause in the planthoppers and leafhoppers*. — III. *Sensitivity of various larval stages to photoperiod and the forms of ensuing adults in the green rice leafhopper Nephotettix cincticeps Uhler*. Jap. J. Appl. Ent. and Zool. 3: 200-207.
- KOZHANTSHIKOV, I. W. (1938). *Physiological conditions of cold-hardiness in insects*. Bull. Ent. Res. 29: 253-262.
- LAMOTTE, M. (1957). *Initiation aux méthodes statistiques en biologie*. Paris, Masson & C<sup>ie</sup>, 144 pp.
- LANGERON, M. (1949). *Précis de microscopie*. Paris, Masson & C<sup>ie</sup>, 1430 pp.
- LEES, A. D. (1955). *The physiology of diapause in Arthropods*. Cambridge, at the University Press, 151 pp.
- (1956). *The physiology and biochemistry of diapause*. Ann. rev. Ent. 1: 1-16.

- LEGAY, J. M. (1962). *Caractère des processus métaboliques au cours de la diapause des insectes*. Ann. nutr. et alim. 16: A 65-A 89.
- MACDONALD, S. and A. W. A. BROWN. (1952). *Cytochrome oxidase and cyanide sensitivity of the Larch sawfly during metamorphosis*. Rep. Ent. Soc. Ontario 83: 30-34.
- MACELROY, W. D. (1947). *The mechanism of inhibition of cellular activity by narcotics*. Quart. Rev. Biol. 22: 25-58.
- MAKSYMOV, J. K. (1955). *Der Graue Lärchenwickler (Semasia diniana Gn. = Eucosma griseana Hb.) und seine Biologie im Engadin*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 28: 295-296.
- (1959). *Beitrag zur Biologie und Oekologie des Grauen Lärchenwicklers, Zeiraphera griseana (Hübner) (Lepidoptera: Tortricidae) im Engadin*. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 35: 277-315.
- und C. AUER. (1955). *Versuch zur Bekämpfung des Grauen Lärchenwicklers (Eucosma griseana Hb. = Semasia diniana Gn.) mit einer DDT-Gamma-Lösung im Nebelverfahren*. Z. angew. Ent. 37: 472-491.
- MARTIGNONI, M. E. (1954). *Ueber zwei Viruserkrankheiten von Forstinsekten im Engadin*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 27: 147-152.
- (1957). *Contributo alla conoscenza di una granulosa di Z. griseana quale fattore limitante il pullulamento dell'insetto nella Engadina alta*. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 32: 371-418.
- und C. AUER. (1957). *Bekämpfungsversuch gegen Eucosma griseana (Hübner) (Lepidoptera, Tortricidae) mit einem Granulosis-Virus*. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 33: 73-93.
- MASAKI, S. (1955). *On the pupal diapause of Pieris rapae L. (Lepidoptera: Pieridae), with special reference to the effect of temperature on its elimination*. Jap. J. appl. Zool., 20, n° 1-2, 98-104.
- (1956). *The effect of temperature on the termination of diapause in the egg of Lymantria dispar Linné (Lepidoptera: Lymantriidae)*. Jap. J. appl. Zool., 21, n° 4, 148-157.
- MILLER, L. C. and M. L. TAINTER (1944). *Estimation of the ED 50 and its error by means of logarithmic-probit graph paper*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 57: 261-264.
- MOROHOSHI, S. (1959). *Hormonal studies on the diapause and non-diapause eggs of the silkworm Bombyx mori*. J. Ins. Physiol. 3: 28-40.
- MUROGA, H. (1951). *On the consumption coefficient of inhibitory substance in silkworm eggs (en japonais)*. J. Seric. Sci. Japan 20: 92.
- NOVAK, V. J. A. (1960). *Insektenhormone*. Prague, Verlag d. tschechoslow. Akad. d. Wiss., 366 pp.

- PANTIN, C. F. A. (1962). *Notes on microscopical technique for zoologists*. Cambridge, University Press, 76 pp.
- ROBBIE, W. A., E. J. BOELL and J. H. BODINE (1938). *A study of the mechanism of cyanide inhibition: I. Effect of concentration on the egg of Melanoplus differentialis*. *Physiol. Zool.* 11: 54-62.
- (1941). *The action of cyanide on eggs and embryos of the grasshopper, Melanoplus differentialis*. *J. cell. comp. Physiol.* 17: 369-384.
- ROSS, H. H. (1959). *A Textbook of entomology*. New York, Wiley & Sons, inc. 519 pp.
- RYAN, R. B. (1959). *Termination of diapause in the Douglasfir beetle, Dendroctonus pseudotsugae Hopkins (Coleoptera: Scolytidae), as an aid to continuous laboratory rearing*. *Canad. Ent.* 91: 520-525.
- SALT, R. W. (1947). *Some effects of temperature on the production and elimination of diapause in the wheat stem sawfly, Cephus cinctus*, *Nort. Canad. J. Res.*, 25, n° 2, 66-86.
- (1949). *A key to the embryological development of Melanoplus bivittatus (Say), M. mexicanus (Sauss.), and M. packardii Scudder*. *Canad. J. Res. D.*, 27: 233.
- SANBORN, R. C. and C. M. WILLIAMS. (1950). *The cytochrome system in the Cecropia silkworm, with special reference to the properties of a new component*. *J. Gen. Physiol.* 33: 579.
- SCHAPIRA, G. (1959). *Eléments de biochimie*. Paris, Flammarion, 225 pp.
- SCHNEIDERMAN, H. A. and C. M. WILLIAMS (1953). *The physiology of insect diapause. VII. The respiratory metabolism of the Cecropia silkworm during diapause and development*. *Biol. Bull.* 105: 320-344.
- and J. HORWITZ. (1958). *The induction and termination of facultative diapause in the Chalcid wasps Mormoniella vitripennis (Walker) and Tritneptis klugii (Ratzeburg)*. *J. exp. biol.* 35: 520-551.
- SCHOONHOVEN, L. M. (1962). *Diapause and the physiology of host-parasite synchronization in Bupalus piniarius L. (Geometridae) and Eucarcelia rutilla Vill. (Tachinidae)*. *Arch. Néerl. Zool.* 15: 111-174.
- SHAPPIRO, D. G. and C. M. WILLIAMS (1953). *Cytochrome E in individual tissues of the Cecropia silkworm*. *Anat. Rec.* 117: 542.
- and C. M. WILLIAMS (1957a). *The cytochrome system of the Cecropia silkworm. I. Spectroscopic studies of individual tissues*. *Proc. R. Soc. London B* 147: 218-232.
- and C. M. WILLIAMS (1957b). *The cytochrome system of the Cecropia silkworm. II. Spectrophotometric studies of oxidative enzyme in the wing epithelium*. *Proc. R. Soc. London B* 147: 233-246.



- SLAMA, K. (1960). *Metabolism during diapause and development in sawfly metamorphosis*. The Ontogeny of Insects, 195-201.
- SLIFER, E. H. (1934). *Insect development. II. Mitotic activity in the grasshopper embryo*. J. Morph. 51: 643-668.
- STAIRS, G. R. (1960). *On the embryology of the spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Clem.) (Lepidoptera, Tortricidae)*. Canad. Ent. 92: 147-154.
- STEINBERG, D. M. et S. A. KAMENSKY (1936). *Les prémisses écologiques de la diapause de Loxostege sticticalis L. (Lepidoptera, Pyralidae)*. Bull. biol. 70: 145.
- STEELE, H. V. (1941). *Some observations on the embryonic development of Austroicetes cruciata in the field*. Trans. R. Soc. S. Aust. 65: 329.
- SUSSMAN, A. S. (1952). *Tyrosinase and the respiration of pupae of Platy-samia cecropia L.* Biol. Bull. 102: 39-47.
- UMEYA, Y. (1950). *Studies in embryonic hibernation and diapause in insects*. Proc. Imp. Acad. Japan 26: n° 6, 1.
- WAY, M. J. (1959). *The effect of temperature, particularly during diapause on the development of the egg of Leptohylemyia coarctata Fall. (Diptera: Muscidae)*. Trans. R. Ent. Soc. 111: 351-364.
- WEBER, H. (1954). *Grundriss der Insektenkunde*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 428 pp.
- WIESMANN, R. (1935). *Untersuchungen über den weiblichen Genitalapparat, das Ei und die Embryonalentwicklung des Apfelwicklers Carpocapsa (Cydia) pomonella L.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 16: 370-377.
- (1937). *Die Eier der wichtigsten Obstbaumschädlinge und die Stadien ihrer Entwicklung während der Ueberwinterung*. Schweiz. Z. Obst- u. Weinbau, 46, n° 25, 505-514.
- (1950). *Untersuchungen über die Diapause der Puppe der Kirschfliege Rhagoletis cerasi L. (Dipt. Trypetid.)*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 23: 207-225.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1955). *Physiologie der Insekten*. Basel und Stuttgart, Birkhäuser Verlag, 823 pp.
- DE WILDE, J. and D. STEGWEE (1958). *Two major effects of the corpus allatum in the adult Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata Say)*. Arch. Néerl. Zool. 13, suppl., 277-289.
- WILLIAMS, C. M. (1952). *Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the Cecropia silkworm*. Biol. Bull. 103: 120-138.
- (1956). *Physiology of insect diapause. X. An endocrine mechanism for the influence of temperature on the diapausing pupa of the Cecropia silkworm*. Biol. Bull. 110: 201-218.



- WINSTON, P. W. and D. H. BATES (1960). *Saturated solutions for the control of humidity in biological research*. Ecology 41: 232-237.
- WOLF, P. (1950). *Répercussions de l'asphyxie cyanhydrique sur la pigmentation de Pseudomonas fluorescens*. Thèse de doctorat, Genève, 128 pp.
- ZWÆLFER, W. (1932). *Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit*. Z. angew. Ent. 19: 497-513.
-

# Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen *Nassa*-Arten \*

von

**Pio FIORONI**

Zoologische Anstalt der Universität Basel und Laboratoire Arago  
(Banyuls-sur-Mer, P.-O., France).

## EINLEITUNG

Im Gegensatz zur Entwicklung der Opisthobranchier, die fast durchwegs an ein früh schlüpfendes planktonisches Veliger-Stadium gebunden ist, gestatten der grössere Dottergehalt und die in manchen Fällen noch zusätzlich vorhandenen Ernährungsmöglichkeiten (Kapseleiweiss, Nähreier) manchen Prosobranchier-Arten, die Eikapseln im mehr oder weniger adultähnlichen Kriechstadium zu verlassen.

Die Gattung *Nassa* ist in dieser Hinsicht besonders interessant, da sich neben Arten mit sehr lange planktonisch schwimmenden Veligern (bes. *Nassa reticulata* und *incrassata*; vgl. Tabelle I) auch eine im Stadium der Veliconcha (vgl. WERNER), sowie eine wahrscheinlich im Kriechstadium schlüpfende Art vorfindet.

Eine genauere Prüfung der Embryologie von *Nassa mutabilis* und *Nassa reticulata* scheint uns daher berechtigt, zumal ausser der frühen Beschreibung von BOBRETZKY und der allein die Kernverhältnisse der Macromeren behandelnden Arbeit von HOFFMANN nur wenige Literaturangaben vorliegen. So hat PELSENEER etwas ein-

---

\* Ausgeführt unter Mithilfe des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

gehender die Ontogenese von *Nassa reticulata* untersucht, während ANKEL für beide oben erwähnten Arten den Kapselbau beschrieben hat. Schliesslich geben LEBOUR sowie THORSON Angaben über die postembryonale Entwicklung.

Alle unsere Gelege stammen aus dem Mittelmeer (Herbier zwischen St. Cyprien und Canet-Plage (P.-O., France)) aus einer Tiefe zwischen 10-20 m. Die einzelnen Kapseln sind meist zu grösseren Reihen auf Posidonia-Blättern aufgereiht. Gelegentlich finden sich auch auf den kragenartigen, aus vielen Sandkörnern aufgebauten Gelegen von *Polinices* (*Natica*) kleinere oder grössere Zeilen von *Nassa*-Kapseln.

Ausser den durch Vitalfärbungen (v.a. Kresyl-Brillantblau und Methylenblau) ergänzten Lebenduntersuchungen der Embryonen (in und ausserhalb der Kapsel) wurden auch Schnittserien der verschiedenen Entwicklungsstadien studiert. Vor der Fixierung (wässriger Bouin, Bouin-Holland, Lindsay-Johnson) bewährte sich eine Lähmung der älteren Embryonen durch geringe Kokainzugaben ins Meerwasser.

Herrn Prof. G. Petit und seinen Mitarbeitern danke ich für die freundliche Aufnahme und die vielen Hilfeleistungen im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer. Vor allem aber ist diese Studie als ein bescheidener Dank für Herrn Prof. A. Portmann gedacht; in manchen gemeinsamen Arbeitsstunden in Banyuls und Roscoff hat er meine embryologischen Studien an Mollusken stark gefördert und vertieft.

### *Die Gelege.*

Mit Ausnahme von *Nassa suturalis*, wo jedes Ei in einer stielartig ausgezogenen Hülle liegt (RISBEC), zeigen die schon mehrfach beschriebenen Kapseln<sup>1</sup> der übrigen *Nassa*-Arten grosse Ähnlichkeit. Die stets mehrere bis viele Eier enthaltenden transparenten Ootheken sind urnenförmig, seitlich stark zusammengepresst und mit einer praeformierten apicalen Schlupföffnung ausgestattet. Die Kapselwände sind bei *Nassa mutabilis* mit spitzenartig gekräuselten Fortsätzen versehen, welche nach ANKEL durch Kneten in der

<sup>1</sup> *Nassa incrassata*: FISCHER, LEBOUR, THORSON — *Nassa pygmaea*: VESTERGAARD, THORSON — *Nassa reticulata*: JEFFREYS, MEYER-MOEBIUS, ANKEL, USSING, LEBOUR — *Nassa mutabilis*: ANKEL — *Nassa obsoleta*: DIMON.

Fussdrüse des Weibchens (wo auch die Härtung erfolgt) entstanden sind. Die einzelnen, aus Eiweiss und Conchiolin bestehenden Eibehälter bleiben voneinander unabhängig, werden aber basal durch eine durchgehende Leiste verbunden.

Bei *Nassa mutabilis* variiert die Zahl der Kapseln pro Gelege zwischen 2 bis 14, wobei die zuletzt abgelegte Kapsel oft etwas kleiner ist. Über die Zahl der Embryonen pro Oothek bei den verschiedenen Arten gibt Tabelle I Auskunft. Innerhalb einer Art bestehen, wie Abb. 1 demonstriert, ziemliche Schwankungen.

TABELLE I

*Die Fortpflanzungsverhältnisse bei verschiedenen Nassa-Arten*

Art	Eizahl pro Kapsel	Eidurch- messer (in $\mu$ )	Schlüpf- zustand	Schalen- länge im Schlüpf- zustand (in $\mu$ )	Autoren
<i>Nassa incrassata</i>	mehrere	160	Veliger	180-200	LEBOUR 1931 ff. THORSON 1946
<i>Nassa pygmaea</i>	40-145	140-150	Veliger	200	VESTERGAARD 1935 LEBOUR 1938 THORSON 1946 u.a.
<i>Nassa reticulata</i>	50-293-352	160	Veliger	236-280- 300-367	PELSENEER 1910 ANKEL 1929 LEBOUR 1931 ff. THORSON 1946 FRANC 1946/47
<i>Nassa mutabilis</i>	5-16-21-27	500	Veliconcha	750	BOBRETZKY 1877 HOFFMANN 1902 PELSENEER 1910 ANKEL 1929
<i>Nassa suturalis</i>	1	—	wahr- scheinlich Kriech- stadium	—	RISBEC 1935

Die mehr oder weniger dotterreichen Eier schwimmen ohne Chorion frei in der eiweisshaltigen Kapselflüssigkeit. Diese ist anfänglich ziemlich zäh, wird aber bei *Nassa mutabilis* infolge der Eiweissaufnahme durch die Embryonen zunehmend dünnflüssiger.



Bei *Nassa reticulata*, wo das Kapseleiweiss vorwiegend der Osmoregulation zu dienen scheint, bleibt der Kapselinhalt klebrig, so dass die Veliger nur langsam schlüpfen können. Besonders bei Frühstadien sind die osmotischen Verhältnisse im Kapselinnern stark vom

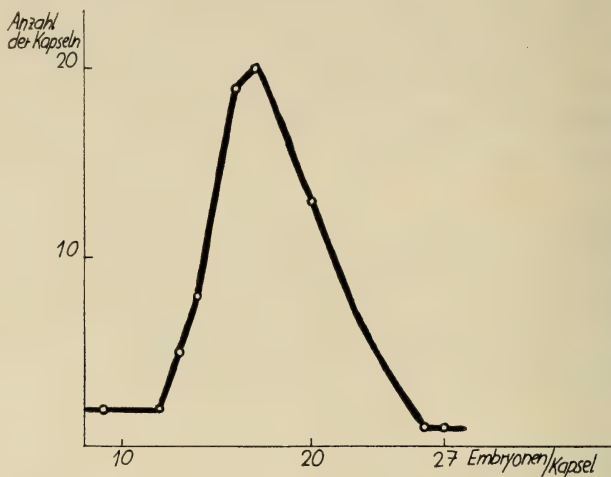


ABB. 1.

*Nassa mutabilis.*

Schwankung der Embryozahl pro Kapsel  
(berechnet aus 144 Kapseln).

Aussenmilieu verschieden; bei künstlicher Eröffnung der Gelege verändert sich sofort die Form der Embryonen.

#### Zur Frühentwicklung.

Entgegen den Angaben früherer Autoren (BOBRETZKY u.a.) verläuft die Furchung wie bei allen Gastropoden total und nach dem Spiraliertyp. Die Gastrulation erfolgt durch Epibolie (vgl. PELSENEER), wobei die Überwachsung des Entoderms bei *Nassa mutabilis* erst spät stattfindet.

Von den vier fast allen Dotter enthaltenden Macromeren ist bei beiden Arten die 4D-Macromere besonders gross und erinnert äusserlich beinahe an den Dottersack des sich ja partiell furchenden Cephalopodenkeims (Abb. 2). Sie zeichnet sich durch einen wie beim Dotterentoderm der Tintenfische vergrösserten Kern und gegen den Dotter zu gelegene Vakuolen aus. Die Bedeutung dieses Riesen-

kerns für die Dotterresorption wurde schon von HOFFMANN erkannt. Es könnte freilich nur mit Hilfe von mikrochemischen Methoden eindeutig entschieden werden, ob die von ihm propagierte Dotteraufnahme durch den Kern wirklich stattfindet.

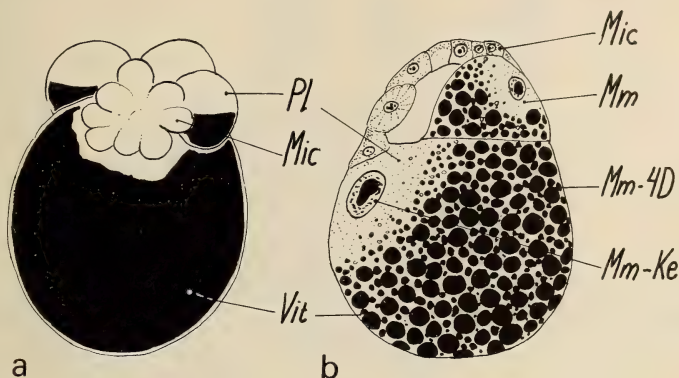


ABB. 2.

*Nassa mutabilis*.

Furchungsstadium mit dominierender 4D-Macromere.

a: Totalansicht; b: Schnitt (nach HOFFMANN).

Wie auch HOFFMANN schildert, gehen die kleinen Macromeren, in welchen der Dotter zuerst abgebaut wird, in der Mitteldarmbildung auf. Für die von ihm selbst etwas bezweifelte Verschmelzung der Dottersubstanzen der kleinen mit der grossen Macromere fanden wir keine Anzeichen. Doch sind vor der ersten Phase des Dotterabbaus die Macromeren 4A-C noch stark vorgewölbt und deshalb ziemlich der 4D-Macromere ähnlich. In Übereinstimmung mit den Befunden HOFFMANN's liegt letztere anfänglich in der dorsalen Wand des Mitteldarmes; es sei aber schon jetzt betont, dass sie bald weitgehend aus dem Darmverband ausgeschlossen wird. Die frühen Entwicklungsstadien sind hier nur kurz erwähnt, da über sie in einer vergleichenden Arbeit später ausführlicher berichtet werden soll.

Der grosse Dottergehalt sowie bei *Nassa mutabilis* die zusätzliche Eiweissernährung prägen stark die morphologische Ausgestaltung der Trochophora (Abb. 3) und des Veligers, und so soll im folgenden dessen Entwicklung vor allem im Hinblick auf die embryonale Ernährung etwas näher beleuchtet werden.

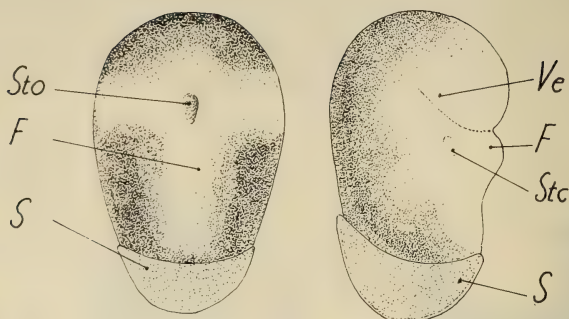


ABB. 3.

*Nassa mutabilis.*

« Trochophora-Stadium » bei Ventral- und Lateralansicht.

Die hellen Zonen entsprechen dem sich vom Dotter absetzenden embryonalen Ectoderm.

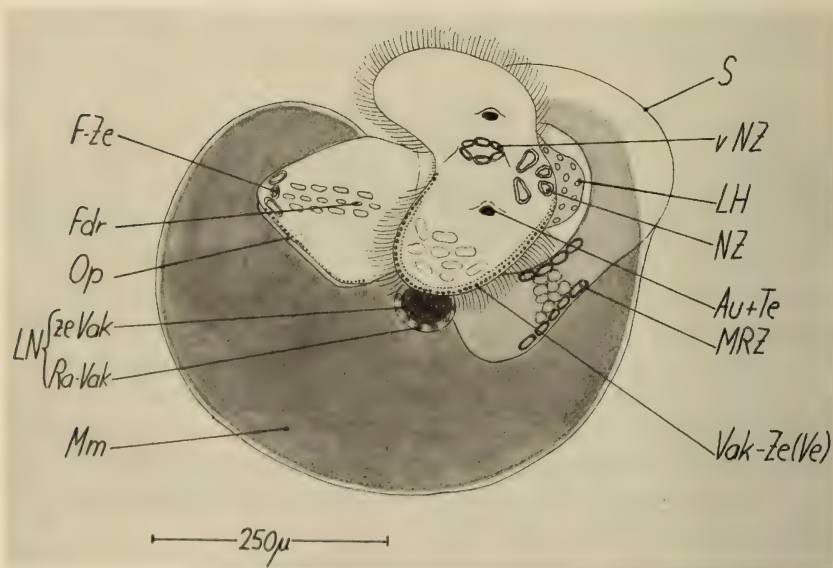


ABB. 4.

*Nassa mutabilis.*

Ventralansicht eines jüngeren Veligers zur Demonstration der Hautvakuolenzellen.

*Der Veliger von Nassa mutabilis.*

Wir wählen ein mittleres Entwicklungsstadium, wo alle larvalen Organe gut ausgebildet sind, die Torsion aber noch in vollem Gange ist (Abb. 4 und 5).

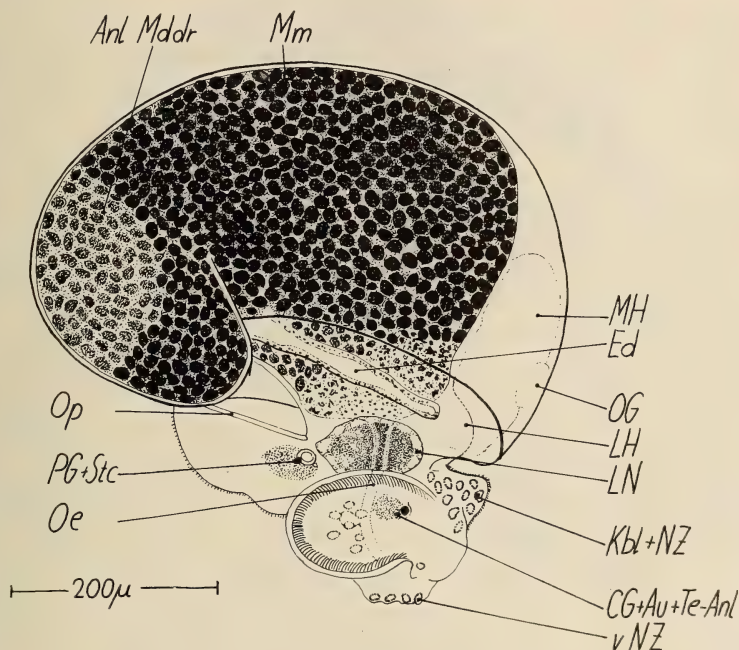


ABB. 5.

*Nassa mutabilis.*  
Lateralansicht eines Veligers.

Äusserlich gleichen diese intrakapsulären, dotterreichen Veliger stark den Embryonalstadien von Prosobranchiern des Nähreiertyps, bei denen der ganze Mitteldarm mit aus Nähreiern stammenden Dotterplättchen gefüllt ist. Wie Schnitte zeigen, beschränkt sich aber bei *Nassa* der umfangreiche Dotterbezirk auf die 4D-Macromere, welche kappenartig von allen vier Seiten her den voluminösen Mitteldarm umgibt (Abb. 6). Analog wie beim Nähreiertyp ist die 4D-Macromere aus dem Epithelverband des Mitteldarms ausgeschlossen worden und steht nur an einer schmalen Stelle mit dem Darmlumen in Verbindung (vgl. Abb. 8). Diese



Dotterreserve bleibt lange Zeit unangetastet, indem sich der Embryo vom aufgenommenen Kapseleiweiss ernährt, welches auf Schnitten als intensiv blau (Mallory), rosa (PAS-Färbung) oder gelb gefärbte Masse (Hämalaun-Orange G) den Mitteldarm erfüllt<sup>1</sup>.

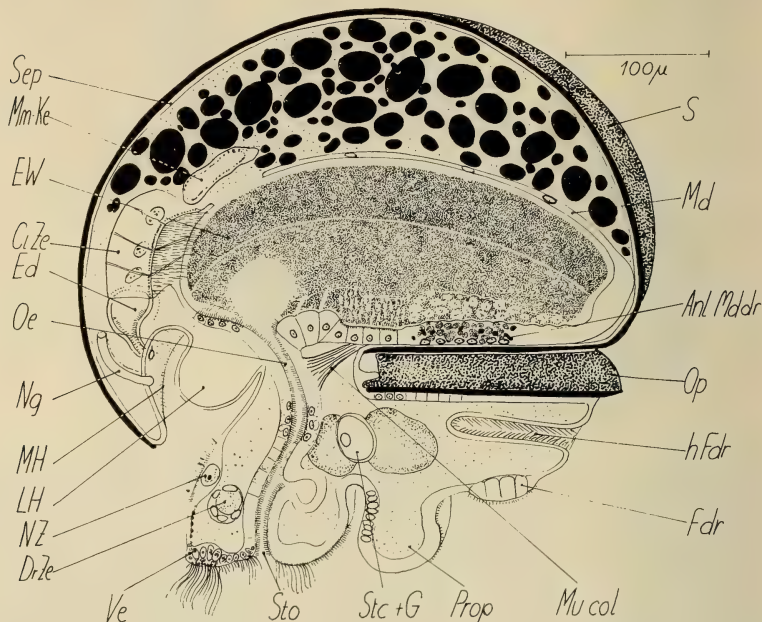


ABB. 6.

*Nassa mutabilis*.

Schematischer Sagittalschnitt durch einen jüngeren Veliger.

Wie die auch auf vielen Schnitten sichtbare, bei PAS-Färbung besonders deutliche Eiweissfüllung des Oesophages demonstriert, wird, wie bei manchen anderen Prosobranchiern (vgl. z.B. FOL 1876, PORTMANN, RANJAH) auch bei *Nassa* das Eiweiss via Stomodaeum aufgenommen. Besondere Hautzellen zur Eiweissbewältigung (*Pomatias* (CREEK u.a.)) fehlen. Als Verdauungsort dient die Mitteldarmdrüse (« Leber »). Deren Zellen differenzieren sich schon vor dem Auswachsen der zwei Leberschläuche — der ganze Mitteldarm besteht zu diesem Zeitpunkt noch aus einem einheitlichen Lumen

<sup>1</sup> Die Anfärbung der Dotterplatten ist bei Mallory rot, bei PAS-Färbung carminrot, bei Hämalaun-Orange G gelb.

(Abb. 6) — histologisch durch Bildung von Vakuolen, welche bald Eiweiss-Substanzen enthalten. Zusätzlich finden sich im Plasma noch zahlreiche Protoleciithplättchen, d.h. noch nicht verdaute Dotteranteile, welche im Verlauf der Furchung auf die verschiedenen Körperzellen (besonders häufig auch im Velum) aufgeteilt worden sind.

Analog den Befunden PELSENEER's bildet sich die Mitteldarmdrüse also schon früh aus dem Mitteldarm (Magen) und nie aus Dotteranteilen, wie FISCHER noch glaubte. Im Gegensatz dazu kann die Leberbildung bei Formen mit Nähreiern retardiert sein (vgl. z.B. PORTMANN 1925 und eigene Befunde). Freilich sind auch nähreierlose Formen (*Purpura haemastoma*, *Conus mediterraneus* (FRANC 1943)) bekannt, welche ohne differenzierte Leber schlüpfen sollen.

Im Gebiet des späteren Magens liegen neben niederen Zellen von teilweise drüsiger Funktion auch Cilienzellen, speziell in Macromerennähe, an der späteren Umschlagstelle gegen die Lebersäcke zu, sowie im Gebiet der Oesophag-Einmündung. Im Enddarmgebiet finden sich sehr grosse, wahrscheinlich drüsige Zellen. Auch bei älteren Embryonen als dem in Abb. 6 abgebildetem Stadium besteht zwischen dem Magen und den zwei Schläuchen der Mitteldarmdrüse noch eine weit offene Verbindung. Das cilienbesetzte einschichtige Epithel des Enddarmes ist von zahlreichen Pigmentkörnern erfüllt. Die Zellen des Oesophages sind vakuolös, grosskernig und besitzen nur gegen die Cilien zu eine dichtere Plasmazone. Die schon stark evaginierte Radulatasche ist nur noch durch eine schmale Oeffnung mit dem Oesophag verbunden, im histologischen Bau aber noch nicht von der übrigen Speiseröhre geschieden. Entgegen *Fusus* fehlt bei *Nassa* der dort von PORTMANN (1955) als « bourrelet de fermeture » beschriebene hochzellige Verschlussapparat des Oesophages.

Trotz der intensiven Nährstoffaufnahme geht bei *Nassa* im Gegensatz zu manchen Entwicklungen mit Nähreiern (nicht bei allen!) die Ausdifferenzierung der Organe kontinuierlich weiter. So wandert während der Torsion die Region des Enddarmabganges unter gleichzeitiger Vergrösserung der Mantelhöhle gegen den Schalenapex (vgl. Abb. 7), womit die bisher parallel zum Mantelrand verlaufende Lage des Enddarmrohres (Abb. 5) aufgegeben wird. Gleichzeitig drehen sich der Eingeweidesack und die Schale, welche

bisher in gleicher Richtung wie die Kopf-Fussachse gelegen waren, seitlich aus.

Nur das mit einem mesodermalen Septum versehene Velum bleibt im Vergleich mit dem Schlüpfstadium lange Zeit hindurch klein, was auch für seine Cilien gilt. Doch ist sein histologischer Bau typisch. Die hohen Velarzellen enthalten umfangreiche, mit Vitalfarbstoffen leicht tingierbare Vakuolen, eine periphere Zone dichten Plasmas und unterhalb der Cilien einen Saum von grossen Basalkörnern. Innerhalb der grossen Cilien befindet sich — wie fast bei allen Prosobranchier-Veligern (vgl. etwa WERNER und FIORONI-SANDMEIER) ein Kranz kleinerer, der sogenannten Futterrinne zugehöriger Cilien. Das Velum ermöglicht den Embryonen eine freilich durch die zähflüssige Konsistenz ziemlich gehemmte Bewegung durch die Kapselflüssigkeit. Die umfangreiche, teilweise durch Falten weiter unterteilte Kopfblase, das Velum und die Fussanlage (vorerst ohne Propodium) sind aus einer ursprünglich einheitlichen dreieckförmigen Anlage hervorgegangen.

Abb. 4 gibt eine Übersicht über die grossen Hautvakuolenzellen (= sekundäre larvale Nephrocyten (FRANC)), die mit Vitalfarbstoffen leicht dargestellt werden können und in der Epidermis der verschiedensten Prosobranchierveliger (z.B. *Pisania* (FRANC), *Fusus* (PORTMANN 1945), *Philbertia* (eigene Befunde) etc.) vorkommen. Sie lassen sich in drei Gruppen einteilen:

1. Die Nackenzellen befinden sich oberhalb der Mundöffnung zwischen den Tentakelanlagen und können bei *Nassa* sockelartig vorgewölbt werden (Abb. 4 und 5!). Weitere solche Zellen liegen mehr dorsal auf der eigentlichen Kopfblase;
2. Auch auf dem Mantelrand finden sich mit vielen, kleinen, maschenartig verteilten Vakuolen versehene larvale Ectodermzellen, welche freilich lange nicht so gross wie bei *Pisania* oder gar *Philbertia* werden;
3. Entgegen *Pisania* bleiben bei den Nassiden auch die Vakuolenzellen auf der Fussunterseite klein.

Die Bedeutung dieser Zellen ist noch nicht geklärt. Vitalfärbungsbefunde lassen eine exkretorische Funktion als wahrscheinlich erscheinen.



Als larvales Hauptexkretionsorgan dient aber ein Paar seitlich hinter dem Velum liegender und schon von BOBRETZKY, PELSENEER u.a. beschriebener Larvalnieren, wie sie für die meisten Prosobranchierveliger typisch sind. Ihr Kern und das gelegentlich einzelne Dottergranula (vgl. ähnliche Befunde von FRANC für verschiedene Arten) enthaltende Plasma liegen basal; ein mit meist zahlreichen kleinen Hohlräumen durchsetztes Aussenplasma umfaßt die grosse Zentralvakuole (vgl. z.B. Abb. 4!). Die schon kurz nach der Gastrulation sich bildenden Larvalnieren (vgl. auch PELSENEER) sind auch nach Aufnahme der Funktion der definitiven Niere noch tätig, werden aber auf den Schlüpfmoment hin bis auf geringe Reste reduziert.

In der anfänglich noch kleinen, während der Torsion vergrösserten und bald mit der Anlage des Osphradialganglions versehenen Mantelhöhle liegt das bereits von BOBRETZKY und PELSENEER (sinus superficial contractile) für *Nassa* nachgewiesene, durch die Torsion leicht nach links verschobene transitorische Larvalherz. Diese mit kontraktile Muskelfibrillen ausgestattete Blase wird sehr gross und füllt in expandiertem Zustand fast die ganze Mantelhöhle aus.

Die nach den weit cephal liegenden Statocysten (Abb. 5) erscheinenden Ganglien (Pedal- und Cerebralganglien) werden frühzeitig schon umfangreich. Auch der anfänglich sehr dünne Musculus columellaris verdickt sich rasch. Die dorsalen, mit einem auffallend runden Kern versehenen Zellen des Metapodiums haben ein transparentes Operculum abgeschieden.

#### *Das Schlüpfstadium von Nassa mutabilis.*

Die frischgeschlüpften, sehr grossen Jungtiere (Tabelle I!) stellen im Gegensatz zu den andern *Nassa*-Arten mit kleinen, lange planktonisch lebenden Veligern (vgl. etwa LEBOUR) eine eigenartige Zwischenform dar (Abb. 7), welche in Analogie zu WERNER (*Crepidula*) als Veliconcha zu bezeichnen ist.

Die Veliconcha kann mit ihrem Velum in durchaus veligerhafter Manier noch schwimmen. Auch scheint — wie im Embryonalleben — das Velum als zusätzliches Atmungsorgan zu funktionieren, zumal es in abgestandenem Wasser oder bei Kokainzugabe oft ausgestülpt wird. Meist ist es aber vollständig in die Mantelhöhle



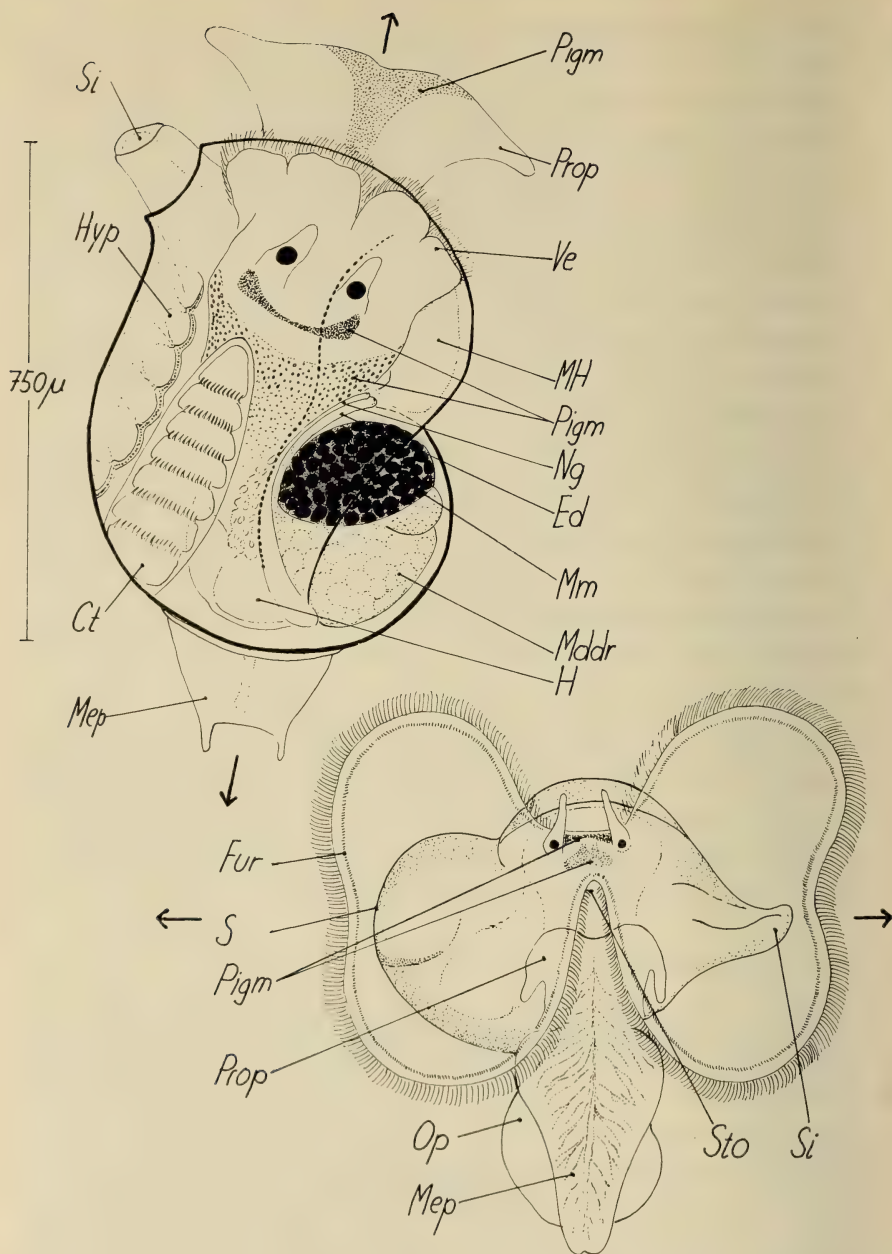


ABB. 7.

*Nassa mutabilis*.

Veliconcha; oben kriechend (Dorsalansicht), unten schwimmend (Ventralansicht). Man beachte die durch Pfeile symbolisierte wechselnde Richtung der Schalenachse.

zurückgezogen, und die Jungtiere kriechen mittels ihrem bereits wohl entwickelten und mit Cilien besetzten Fuss (mit grossem Propodium und den zwei für *Nassa* typischen caudalen Fortsätzen)



Abb. 8.

*Nassa mutabilis*.

Sagittalschnitt durch die Leberregion der Veliconcha. Man beachte die sich an einer schmalen Stelle gegen das Darmlumen zu öffnende Macromere.

mit einer auch für die Adulttiere bezeichnenden hohen Geschwindigkeit umher. Der selbst stark tordierbare Fuss ist durch eine drehbare schmale Halsregion mit dem massigen Eingeweidessack verbunden. Beim Kriechen liegt die Schalenachse parallel zur Längsachse des Fusses, während sie beim Schwimmen häufig quer dazu gerichtet ist. Die Adultähnlichkeit wird durch den bereits sehr langen vorstülpbaren Siphon und das Fehlen des bei anderen Arten das Velum stützenden Schalenspornen (Abb. 5 und 11 !) erhöht.

Der dorsal pigmentierte Oesophag hat sich nach Beendigung der Eiweissaufnahme verengert. Sein Epithel ist niedriger geworden und im Gebiet der Radulatasche, wo die Abscheidung der Radula im Gange ist, haben sich Drüsenzellen ausgebildet.



ABB. 9.

*Nassa mutabilis.*

Sagittalschnitt durch die Macromere der Veliconcha.

Das Mitteldarmlumen (Magen) enthält neben den ebenfalls im Enddarm noch vorkommenden Eiweissresten auch Dotterpartikel (Abb. 8 ff.), welche aus dem jetzt viele leere Hohlräume zeigenden Macromerenplasma stammen. Doch umschliesst andererseits die im Vergleich mit Nähreierformen und auch mit *Nassa reticulata* sehr plasmareiche Macromere, welche am lebenden Tier gelb erscheint, noch manche Dotterplättchen. Immerhin bestehen grössere individuelle Unterschiede. Bei den seltenen Tieren mit sehr dotterarmer Macromere ist dafür der Mitteldarm mit einer grösseren, zur Verdauung bereiten Menge von Dottergranula gefüllt. Entgegen verschiedenen Literaturangaben und in Übereinstimmung mit *Crepidula fornicata* (WERNER) schlüpft also *Nassa* mit einem



beträchtlichen Dotterrest, was schon von BOBRETZKY festgestellt wurde. Vor allem auf Grund von Anfärbungsbefunden darf geschlossen werden, dass in der Leber neben der Eiweiss- zumindest



ABB. 10.

*Nassa mutabilis*.

Schnitt durch die Drüsenzellen im Bereich des Enddarmausganges der Veliconcha.

ein Teil der Dotterresorption erfolgt. Nach HOFFMANN's Befunden soll auch eine gewisse Dottermenge durch den sehr grossen, teilweise Pseudopodien aussendenden Macromerenkern (Abb. 9) aufgenommen werden (vgl. pg. 3). Dieser beginnt jetzt aber trotz des noch vorhandenen Dottervorrates unter vakuoliger Auflösung und Chromatinzerfall zu degenerieren. Das postembryonale Schicksal des Macromerenkomplexes wie auch der Mitteldarmdrüse soll einer künftigen Studie vorbehalten sein.



Bei der Aufarbeitung der Nährstoffe im Darmlumen scheinen die schon beim Veliger in Macromerennähe gelegenen, jetzt vermehrten und vergrößerten Zellen — ihre Drüsenvakuolen sind

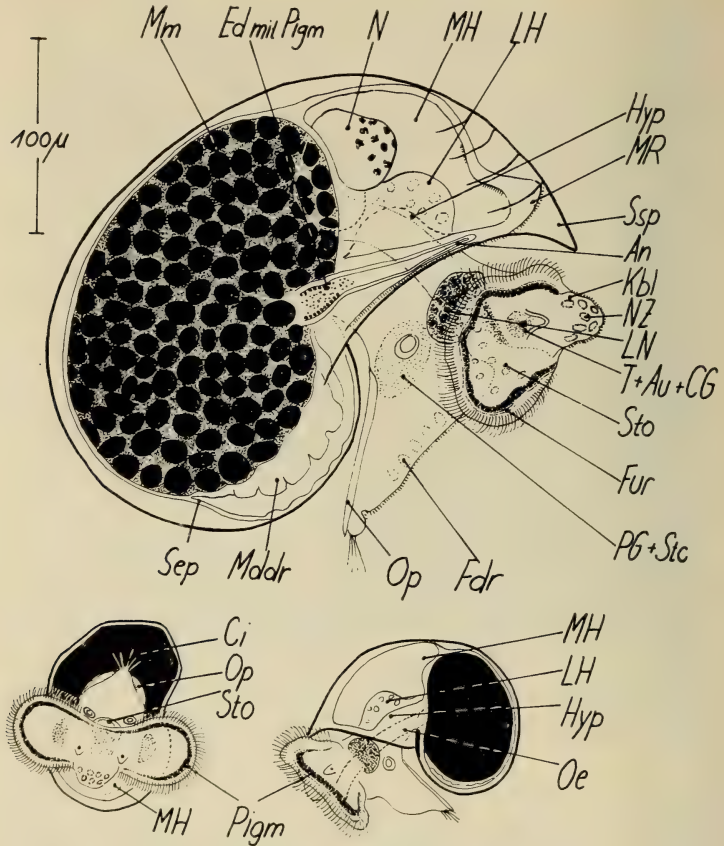


ABB. 11.

*Nassa reticulata*.

Ansichten des frisch geschlüpften Veligers.

leider auf Schnitten stets entleert (Abb. 10) — wesentlich beteiligt. Das Leberepithel steht noch voll im Dienste der Nahrungsresorption, und die weite Verbindung zwischen allen Lumina unterstreicht den embryonal gebliebenen Charakter des Darmtraktes.

Im übrigen ist die wie bei allen nährstoffreichen Prosobranchier-Ontogenesen fließende Metamorphose in vollem Gang. Die larvalen

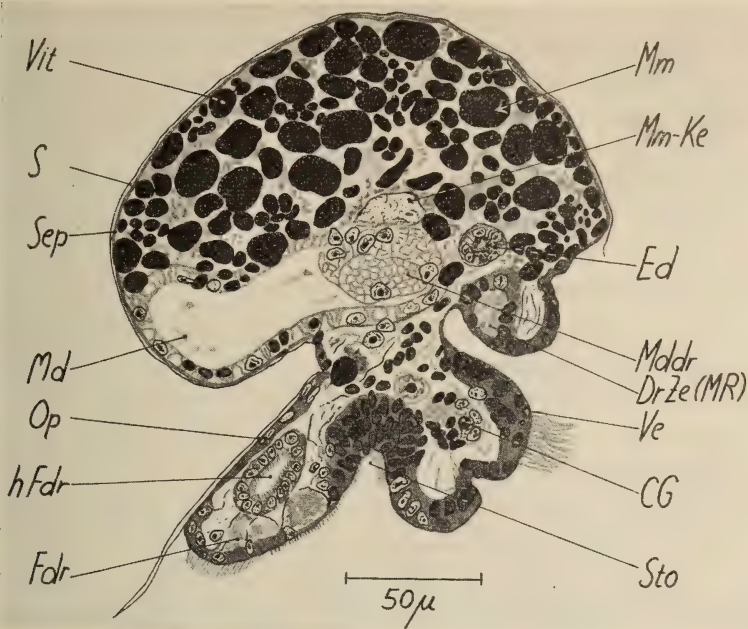


ABB. 12.

*Nassa reticulata*.

Sagittalschnitt durch einen schlüpfreifen Veliger.

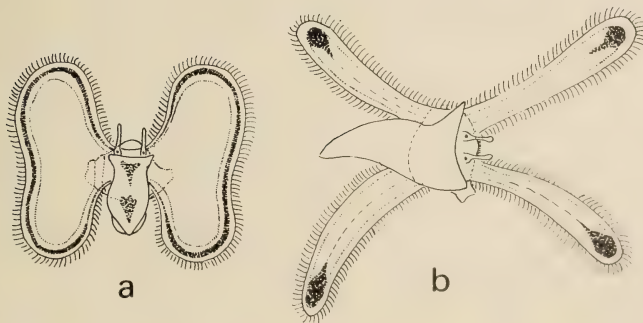


ABB. 13.

Alte planktontische Veliger von *Nassa reticulata* (a) und *Nassa incrassata* (b).  
Man beachte die umfangreiche Pigmentierung.

Organe werden unter Einschaltung einer Phase gemeinsamer Funktion in ihrer Tätigkeit sukzessive durch die adulten ersetzt. So schlägt das definitive Herz schon kräftig und in der Niere finden sich Konkreme; andererseits sind Larvalherz und Larvalniere (diese wird zuerst reduziert) bereits weitgehend abgebaut. Die mit 10 bis 12 Blättchen versehene Kieme wird von der analog dem Mantelhöhlenboden stark pigmentierten, umfangreichen Hypobranchialdrüse überdeckt. Das Osphradialganglion ist gross.

#### *Das Schlüpfstadium von Nassa reticulata.*

Die früh, etwa nach zwei Wochen schlüpfenden freischwimmenden Veliger entsprechen ungefähr einem *Nassa mutabilis*-Embryo nach halber intrakapsulärer Entwicklungszeit (vgl. Abb. 5 und 11!).

Alle Larvalorgane sind wohlentwickelt und die Cerebral- und Pedalganglien bereits gross. Entgegen dem entsprechenden *Nassa mutabilis*-Stadium ist aber eine mit Konkrementen erfüllte definitive Niere vorhanden. Bei den am weitesten entwickelten Embryonen finden sich die ersten Anlagen der Pallialorgane (Osphradium, Hypobranchialdrüse). Das durch einen Schalensporn gestützte, eher kleine, postembryonal aber rasch auswachsende Velum (Abb. 13) ist schon stark pigmentiert.

Der Darmbau stimmt weitgehend mit dem entsprechenden Embryonalstadium von *Nassa mutabilis* überein. Die vakuolösen Zellen der Mitteldarmdrüse liegen noch im einheitlichen Lumen und nur bei den ältesten Embryonen wächst die auch hier grössere linke Leberanlage gegen die Schalenwindung zu vor. Die Magen-zellen sind histologisch kaum differenziert. Die nur im noch nicht degenerierenden Kerngebiet in einem schmalen Bereich mit dem Darmepithel verbundene Macromere ist im Vergleich zu *Nassa mutabilis* sehr plasmaarm und mit dichten, unterschiedlich grossen Dottergranula vollgepackt. Aus dem noch grossen Dottergehalt darf geschlossen werden, dass auch *Nassa reticulata* eine gewisse Eiweissmenge aufnimmt; zur Entwicklung müssen ja beträchtliche Nährstoffmengen verbraucht werden.

#### *Diskussion.*

In ihrer Entwicklung zeigen die beiden adult sehr ähnlichen *Nassa*-Arten grosse Unterschiede.



*Nassa reticulata* schlüpft in einem fortgeschrittenen Veliger-Stadium (mit definitiver Niere), welches sich aber erst nach einer langen, etwa zwei Monate dauernden pelagischen Phase (vgl. LEBOUR) ins benthische Adulttier umwandelt.

Die intensivere Ernährung des Keimes erlaubt *Nassa mutabilis* ein Schlüpfen als Veliconcha. Dieses Stadium wird bei *Nassa reticulata* erst etwa am 40., bei *incrassata* am 90. postembryonalen Tag (vgl. die Abb. bei FRETTER-GRAHAM) erreicht. Damit erfolgen zahlreiche bei den anderen *Nassa*-Arten postembryonale Entwicklungsgänge bei *Nassa mutabilis* schon embryonal (Auswachsen des Velums bis zur angedeuteten Vierlappigkeit. Anlage und Ausbau der Pallialorgane, des Herzens und der Pigmentierung. Abbau des Macromerendotters, Auswachsen der Lebersäcke und der Schale. Torsion, Regression der Larvalorgane, usw.).

In Bezug auf das Vorkommen von stark differierenden Entwicklungsgängen bei nahe verwandten Gattungen oder Arten stehen die eben geschilderten *Nassa*-Arten nicht allein da. Vielmehr bieten — wie an anderer Stelle detaillierter gezeigt werden soll (FIORONI) — viele Prosobranchier gute Beispiele für die Kaenogenese, d.h. für evolutive Abwandlungen in der Ontogenese, welche aber zu ähnlichen Adultformen führen.

Unsere *Nassa*-Befunde erweitern auch die Kenntnisse über die embryonalen Ernährungsformen der Gastropoden, bei denen sich folgende Typen unterscheiden lassen:

- A. Die embryonale Ernährung erfolgt grösstenteils durch Dottersubstanzen; das Kapseleiweiss hat nur eine osmotische Funktion (vgl. HERTLING).
  1. Arten mit dotterarmen Eiern schlüpfen im Trochophora- oder frühen Veliger-Stadium (ohne Anlagen der definitiven Organe; z.B. manche Archaeogastropoden, die meisten Opisthobranchier);
  2. Dotterreiche Eier ermöglichen oft ein Schlüpfen im Kriechstadium (z.B. manche Littorinacea, Calyptraeacea, Toxoglossa u.a.);
  3. Zudem kann auf sehr unterschiedliche Weise arteigener Dottër in Form von Nähreiern aufgenommen werden, was



wiederum zu weit entwickelten Schlüpfstadien führt (v.a. *Stenoglossa*).

- B. Die embryonale Ernährung wird besonders durch Eiweissaufnahme<sup>1</sup> sichergestellt, wozu komplizierte Zusatzorgane dienen können. Dabei zeigt *Pomatias* (CREEK, vgl. Tabelle II) verwandte Züge zu den Pulmonaten.
- C. Schliesslich gibt es Typen von «Mischernährung», bei denen neben dem eigenen umfangreichen, meist in spezialisierten Macromeren eingelagerten Dotter auch beträchtliche Eiweissmengen resorbiert werden. Sowohl *Fusus* (Tabelle II) als auch *Nassa mutabilis* nehmen frühembryonal Dotter auf; während der intensiven Eiweissaufnahme stagniert die Dotterresorption. Der Abbau des restlichen Dotters setzt erst in der späten Embryonalzeit (*Nassa*) oder postembryonal (*Fusus*) ein.

Ein Vergleich der Entwicklungen von *Pomatias*, *Fusus* und *Nassa* mit Ontogenesen vom Nähreiertyp zeigt, dass Formen mit viel Nährstoffen — seien diese nun Eiweiss oder Dotter — manche gemeinsamen Züge aufweisen:

1. Die Eizeit ist lang;
2. Der eigene Dotter wird in Macromeren konzentriert;
3. Die intensive Nährstoffaufnahme wirkt oft auf viele ontogenetische Prozesse retardierend (vgl. etwa *Fusus* mit *Buccinum* und *Nucella* (PORTMANN 1925)) und hemmt immer, wie auch unsere *Nassa*-Befunde zeigen, die definitive Ausgestaltung des Leber-epithels;
4. Die Metamorphose verläuft fliessend (vgl. PORTMANN-SANDMEIER!);
5. Das Schlüpfstadium ist weit entwickelt; es ist eine Veliconcha (*Nassa*) mit sehr kurzer planktonischer Phase oder mehrheitlich ein Kriechstadium.

<sup>1</sup> Eine geringe Resorption von Kapseleiweiss kommt freilich sehr vielen Prosobranchiern zu.

TAFEL II

Übersicht über die Ontogenese verschiedener, auf Eiweissernährung spezialisierten Prosobranchier-Arten  
(nach CREEK, PORTMANN 1955, HOFFMANN und eigenen Befunden).

Art	Gelege	Eier	Eiweiss-Aufnahme	Eiweiss-Resorption	Dotterbewältigung	Larvale Organe
<i>Nassa mutabilis</i> (marin)	5-16-21-27 Eier pro urnenförmigen Kapsel; liegen in flüssigem Eiweiss.	Dotterreich; Durchmesser: 500 $\mu$	Via Oesophagus (mit Cilien)	In den 2 Säcken der Mitteldarmdrüse, welche histologisch erst postembryonal in die Adultstruktur umgewandelt werden.	1 grosse, v.a. postembryonal abgebaute Macromere.	Alle typischen Larvalorgane. Das Velum wird relativ gross.
<i>Fusus spec.</i> (marin)	3-7-12-24 Eier pro linsenförmige Kapsel; liegen in kompaktem Eiweiss.	Sehr dotterreich, von ovaler Form. L: 540-650 $\mu$ , Br: 440-550 $\mu$ .	Via Oesophagus (mit Cilien), der durch den transitorischen « bourrelet de fermeture » verschlossen werden kann.	In speziellem Alburnsack, der erst postembryonal abgebaut wird. Die davon unabhängigen 2 Säcke der Mitteldarmdrüse sind erst postembryonal voll entwickelt.	4 grosse, erst postembryonal abgebaute Macromeren.	Alle typischen Larvalorgane. Das Velum bleibt klein.
<i>Pomatias elegans</i> (Landform)	Einzeleier; sind von einer fast 2 mm im Durchmesser messenden Eiweiss-schicht umgeben.	Dotterarm. Durchmesser: 140 $\mu$	Durch spezialisierte Zellen der cephalen Masse (= umgewandelte Region von Kopfblase und Velum).	In den schon praetorsional angelegten Säcken der Mitteldarmdrüse, welche histologisch noch in der Embryonalzeit in die Adultstruktur umgewandelt werden.	Vom Darmtrakt gesonderte Macromeren fehlen.	Keine typischen Larvalorgane, das Larvalherz fehlt.

Genau wie bei den Formen mit Nöhreierbewältigung (vgl. FIORONI) lassen sich auch bei den auf Eiweiss spezialisierten Prosobranchier-Ontogenesen verschiedene Stufen unterscheiden. *Pomatias* mit ihrer cephalen Masse und *Fusus* mit seinem spezialisierten Albumensack und dem « bourrelet de fermeture » im Stomodaeum sind Endpunkte dieser Evolutionsreihe. *Nassa mutabilis* und vor allem *Nassa reticulata* müssen infolge des Fehlens von allein zur Eiweissbewältigung angelegten Organen in dieser Hinsicht als primitiver taxiert werden. Noch ursprünglicher liegen freilich die Verhältnisse bei *Philbertia* (mit sehr langer planktonischer Phase), welche wohl Eiweiss resorbiert, aber noch keine aus dem Darmverband ausgegliederte Macromere mit spezialisiertem Kern besitzt. Über diese in evolutiver Hinsicht bedeutsame Art soll in einer nächsten Arbeit berichtet werden.

Anschliessend sei auf eine weitere evolutive Rolle des embryonalen Ernährungsmodus hingewiesen, die in analoger Weise auch bei Cephalopoden spielt (vgl. MANGOLD und FIORONI 1964).

Die für nährstoffarme Formen typische pelagische Phase führt zu einer homogenen Mischung der Populationen. Die nährstoffreichen im Kriechstadium oder als vorwiegend kriechende Veliconcha schlüpfenden Arten zeichnen sich dagegen durch eine grössere Ortsbindung aus, was die Rassenbildung fördert. Auf dieses Problem ausgerichtete systematische Studien an Prosobranchiern dürften interessante Ergebnisse zeitigen.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Ontogenesen von *Nassa mutabilis* und *Nassa reticula* werden vor allem in Bezug auf die embryonale Ernährung und den Schlüpfzustand untersucht.
2. Die Ernährung ist doppelt: der in einer aus dem Darmepithel weitgehend ausgeschlossenen grosskernigen Macromere gelegene Dotter wird in der frühen Embryonalperiode und postembryonal abgebaut. Die Aufnahme von Kapseleiweiss erfolgt, besonders intensiv bei *Nassa mutabilis*, im mittleren Entwicklungsabschnitt.

3. Das durch den cilienbesetzten Oesophag verschlungene Eiweiss wird in den Vakuolenzellen der späteren Mitteldarmdrüse resorbiert. Es fehlen besondere transitorische, ausschliesslich der Eiweissbewältigung dienende Organe, wie sie bei *Pomatias* und *Fusus* auftreten.
4. Der an Nährstoffen sehr reiche Embryo von *Nassa mutabilis* schlüpft als Veliconcha, während der nährstoffärmere Veliger von *Nassa reticulata* noch eine sehr lange planktonische Nahrung- und Verbreitungsphase durchmachen muss.

### RÉSUMÉ

1. Ce travail compare les ontogénèses de *Nassa mutabilis* et *Nassa reticulata* et décrit surtout l'alimentation de l'embryon et l'état d'éclosion.
2. Nous constatons deux sources d'alimentation; le vitellus situé dans une macromère presque complètement isolée de l'intestin (avec grand nucléus) est digéré pendant les premières phases embryonnaires et la période juvénile après la naissance. L'albumine de la capsule, spécialement riche chez *Nassa mutabilis*, est ingurgité surtout pendant la phase médiane du développement.
3. L'albumine, transporté par les cellules ciliées de l'œsophage, est résorbé dans les cellules vacuolaires du futur hépathopancréas. *Nassa* ne possède pas des organes transitoires spécialisées pour la résorption de l'albumine comme on les observe chez *Pomatias* et *Fusus*.
4. L'embryon de *Nassa mutabilis*, muni de beaucoup de réserves nutritives éclôt comme Veliconcha, pendant que la véligère de *Nassa reticulata*, moins dotée de ressources alimentaires, doit encore passer par une longue phase planctonique, qui sert à l'alimentation et favorise la répartition de l'espèce.



## Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen

An	Anus	MRZ	Mantelrandzellen
Anl	Anlage	Mu col	Musculus columella- ris (Schalenretrak- tor)
Au	Auge	N	Niere
CG	Cerebralganglion	Ng	Nierengang
CiZe	Cilienzelle	NZ	Nackenzelle (sek. Nephrocyte)
Ct	Ctenidium (Kieme)	vNZ	Gruppe der sockelar- tig vorstülpbaren Nackenzellen
DrZe	Drüsenzelle	Oe	Oesophag
Ed	Enddarm	OG	Osphradialganglion
Ew	Eiweiss	Op	Operculum
F	Fuss	PG	Pedalganglion
Fdr	Drüsenzellen der Fusssohle	Pigm	Pigmentierung
hFdr	hintere Fussdrüse	Pl	Plasma
Fur	Futterrinne (im Velum)	Prop	Propodium
G	Ganglion	S	Schale
H	Herz	Sep	Schalenepithel (Mantelepithel)
Hü	periphere Hülle der Dotterplättchen	Ssp	Schalensporn
Hyp	Hypobranchialdrüse	Si	Sipho
Kbl	Kopfblase	Stc	Statocyste
Ke	Kern	Sto	Stomodaeum
LH	Larvalherz	RaVak	Randvakuolen (der Larvalniere)
LN	Larvalniere	Te	Tentakel
Lu	Lumen	Vak	Vakuole
Md	Mitteldarm (Magen)	ze Vak	zentrale Vakuole (der Larvalniere)
l+rMddr	linke und rechte Mit- teldarmdrüse (« Leber »)	Ve	Velum
Mep	Metapodium	Vit	Vitellus (Dotter)
MH	Mantelhöhle	Ze	Zelle
Mic	Micromere		
Mm	Macromere		
MR	Mantelrand		

## LITERATURVERZEICHNIS

- ANKEL, W. E. 1929. *Über die Bildung der Eikapsel bei Nassa-Arten*. Verh. dtsh. Zool. Ges. 33: 219-230.
- BOBRETZKY, M. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden*. Arch. mikr. Anat. 13: 95-169.
- CREEK, G. A. 1951/52. *The reproductive System and Embryology of the Snail Pomatias elegans (Müller)*. Proc. Zool. Soc. London 121: 599-640.
- DIMON, A. C. 1905. *The Mud Snail Nassa obsoleta*. Cold Spring Harbor Monogr., Brooklin, 1-48.
- FIORONI, P. 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen*. Rev. suisse Zool. 71: 777-804.
- *Beiträge zur Embryologie der Prosobranchier* (in Vorbereitung).

- FIORONI, P. und SANDMEIER, E. 1964. *Über eine neue Art der Nähreierbewältigung bei Prosobranchierveligern*. Vie et Milieu, Suppl. 17: 235-249.
- FISCHER, P. 1887. *Manuel de Conchyliologie*. Paris, 1887.
- FOL, H. 1876. *Etudes sur le développement des Mollusques. Second mémoire: Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes*. Arch. Zool. Exp. gén. 5: 104-158.
- FRANC, A. 1943. *Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens*. Thèses, Alger.
- FRETTER, U. and GRAHAM, A. 1962. *British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology*. London.
- HERTLING, H. 1928. *Beobachtungen und Versuche an den Eiern von Littorina und Lacuna. Bedeutung der Eihüllen. Entwicklung im natürlichen und abgeänderten Medium*. Wiss. Meeresunters. Helgoland 17: 1-49.
- HOFFMANN, W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.* Z. wiss. Zool. 72: 657-720.
- JEFFREYS, G. 1863-69. *British Conchology*. London. 5 Bde.
- LEBOUR, M. V. 1931. *The larval stages of Nassarius reticulatus and Nassarius incrassatus*. J. Mar. Biol. Ass. 17: 797-818.
- 1938. *The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plancton*. J. Mar. Bio. Ass. 22: 105-166.
- MANGOLD, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane*. Vie et Milieu, Suppl. 13: 1-285.
- MEYER, H. A. und MOEBIUS, K. 1872. *Fauna der Kieler Bucht*, Bd. 2, Leipzig.
- PELSENEER, P. 1910. *Recherches sur l'embryologie des Gastropodes*. Mém. Acad. roy. Belg. Cl. Sci., sér. 2, 3: 1-163.
- PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura*. Z. Morph. Oekol. Tiere 3: 526-541.
- 1955. *La métamorphose « abritée » de Fusus (Gast. Prosobranches)*. Rev. suisse Zool., 62, Suppl.: 236-252.
- und SANDMEIER, E. 1964. *Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gastropoda, Prosobranchia)*. Rev. suisse Zool. 72: 187-204.
- RANJAH, A. R. 1942. *The embryology of the Indian apple-snail Pila globosa (Swainson) — Mollusca, Gastropoda*. Rec. Ind. Mus. Calcutta 44: 217-322.
- RISBEC, J. 1935. *Biologie et ponte de Mollusques gastéropodes néo-calédoniens*. Bull. Soc. Zool. France 60: 387-417.

- THORSON, G. 1946. *Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the sound (Øresund)*. Medd. Komm. Danm. fisk. Hav. Serie Plankton 4: 1-523.
- USSING, H. 1932. *Dvaer Konken (Nassa reticulata L.)*. Flora og Fauna, 145-148.
- VESTERGAARD, K. 1935. *Über den Laich und die Larven von Scalaria communis (Lam.), Nassarius pygmaeus (Lam.) und Bela turricola (Mont.)* Zool. Anz. 109: 217-222.
- WERNER, B. 1955. *Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von Crepidula fornicata L. (Gastropoda Prosobranchia)*. Helg. wiss. Meeresunters. 5: 169-217.
-

N° 14.	DURRER, Heinz. Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus ( <i>Pavo cristatus</i> L.). Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln . . . . .	263-412
N° 15.	DUBOIS, Georges. Note sur les <i>Cyclocoelidae</i> Kossack, 1911 ( <i>Trematoda</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	413-428
N° 16.	BASSAND, Denis. Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (= <i>Z. diniana</i> ord.) ( <i>Lepidoptera: Tortricidae</i> ). Avec 63 figures dans le texte . . . . .	429-542
N° 17.	FIORONI, Pio. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen <i>Nassa</i> -Arten . . . . .	543-568



PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPEPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 6.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK  
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches. Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

70.3.494  
D)  
Tome 72

Fascicule 3 (Nos 18-35)

Août 1965

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée  
générale de la Société suisse de Zoologie tenue à Fribourg  
les 24 et 25 avril 1965*

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1965



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 72. En cours de publication

	Pages
N° 1. ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures . . . . .	1-34
N° 2. DALQ, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches . . . . .	35-58
N° 3. GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICAL, J.-Cl. LACROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
N° 4. GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillae</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
N° 5. LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigenèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
N° 6. MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figures dans le texte . . . . .	119-144
N° 7. MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
N° 8. PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au contraste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
N° 9. PONSE, K. Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figures en 8 planches . . . . .	171-186
N° 10. PORTMANN, Adolf und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähr-eiern bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ) Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	187-204
N° 11. SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
N° 12. WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
N° 13. ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75 —

Union postale Fr 80.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la Revue Suisse de Zoologie, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

## COMMUNICATIONS

FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,  
TENUE A FRIBOURG LES 24 ET 25 AVRIL 1965MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN  
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN FREIBURG DEN 24. UND 25. APRIL 1965N° 18. **Philippe Sengel.** — Le développement de la peau  
et des phanères chez l'embryon de Poulet. (Résumé)

Faculté des Sciences de Grenoble.

La méthode de culture d'organes, mise au point en 1952 par Et. Wolff et K. Haffen, s'est révélée dès sa mise en œuvre d'une remarquable utilité et d'une grande commodité pour l'étude de la morphogenèse de nombreux organes. Aussi est-ce cette technique que j'utilisai principalement, lorsque j'entrepris, dans le laboratoire de mon maître Etienne Wolff, mes recherches sur la différenciation de la peau et des phanères chez l'embryon de Poulet.

Après avoir étudié le comportement de la peau *in vitro* selon le stade de son explantation et selon la composition du milieu de culture naturel ou synthétique, j'envisageai successivement les problèmes suivants: 1° Quel est le rôle du derme et de l'épiderme dans la différenciation de la peau et des phanères? 2° Quelles sont les conditions de la pigmentation embryonnaire dans le cas d'une race noire d'une part, et d'une race blanche d'autre part? 3° Quel rôle joue le système nerveux dans la différenciation des germes plumaires *in vitro* et dans l'organisation des ptéryles de l'embryon *in ovo*?

1° LE COMPORTEMENT DE LA PEAU EN CULTURE *in vitro*

D'une manière générale, les explants de peau ont tendance à se contracter dès la mise en culture, quels que soient la nature du milieu et l'âge des fragments. Mais l'étrécissement des explants est d'autant plus important que le stade de l'explantation est plus précoce.

Les fragments explantés avant l'apparition des ébauches plumaires (*stade 0*: entre 5 et 6 jours d'incubation), ne différencient pas



de germes plumaires lorsqu'ils sont explantés sur le milieu standard de Et. Wolff et K. Haffen (ce milieu contient une solution physiologique glucosée gélifiée par de l'agar-agar et de l'extrait embryonnaire de poulet). On observe une contraction très rapide de l'épiderme, alors que, après le deuxième jour de culture, le derme tend à s'étaler à la surface du milieu: l'unité organique de l'explant s'en trouve détruite.

Les fragments plus âgés (6 jours et demi à 8 jours et demi d'incubation) poursuivent leur morphogenèse sur le milieu standard et acquièrent des germes plumaires. La disposition de ceux-ci par rapport aux bords de l'explant varie cependant selon que le fragment de peau, découpé de part et d'autre de la ligne médio-dorsale, comporte moins ou plus de quatre rangées d'ébauches plumaires au départ. Dans le premier cas (*stade 1*: 6 jours et demi à 7 jours), on assiste à un complet remaniement des éléments dermiques de l'explant: les rangées d'ébauches, présentes au moment de l'explantation, disparaissent; il s'en forme bientôt de nouvelles dont la première se différencie approximativement à égale distance des deux bords longitudinaux de l'explant. Il s'agit d'une véritable régulation au cours de laquelle le fragment réorganise ses structures plumaires à l'intérieur de ses limites. Dans le second cas (*stade 2*: 7 jours un quart à 8 jours et demi), les ébauches plumaires conservent leur disposition primitive et chaque germe plumeux prend naissance à l'emplacement même de chacune des ébauches.

La composition du milieu de culture n'a que peu d'influence sur la morphogenèse des germes plumaires, sauf pour les fragments de stade 0. Il est possible d'obtenir la différenciation des germes plumaires à partir de ce stade, soit en ajoutant du plasma de Poulet au milieu standard, soit en cultivant l'explant de peau indifférenciée en association avec un fragment d'un organe embryonnaire, tel que le tube neural par exemple. Le plasma de Poulet et le fragment de tube neural associé semblent exercer sur le derme indifférencié une action inductrice capable d'y déclencher la formation des amas cellulaires que sont les ébauches plumaires. Je reviendrai plus loin sur le rôle important joué par le système nerveux en général dans la différenciation du plumage dorsal.

La culture des fragments de peau de stade 1 ou 2 sur des milieux synthétiques montre que le développement des germes plumaires se fait presque aussi bien sur ces milieux (contenant de 0 à 9 acides

aminés) que sur le milieu standard à base d'extrait embryonnaire. La survie des explants, par contre, est bien plus courte sur les milieux synthétiques que sur le milieu standard. De plus, la kératinisation de l'épiderme ne se réalise qu'en culture prolongée au-delà de 8 à 10 jours sur un milieu naturel. Les cultures en milieux synthétiques mettent en évidence le rôle primordial du glucose, sans lequel aucune survie n'est possible, et l'action favorable de la cystéine, capable de prolonger la survie jusqu'au huitième jour.

## 2<sup>o</sup> LE RÔLE DU DERME ET DE L'ÉPIDERME DANS LA DIFFÉRENCIATION DES GERMES PLUMAIRES ET DES ÉCAILLES

Ce rôle a été mis en évidence par la culture d'associations hétérochroniques de fragments de derme et d'épiderme obtenus par l'action d'une solution de trypsine.

a) *La différenciation de l'ectoderme en épiderme.* — Entre 5 et 6 jours d'incubation, l'ectoderme banal se différencie en épiderme typique, comprenant une assise basale à cellules prismatiques et un périoderme à cellules aplaties. L'association de derme de stade 1 et d'ectoderme de 5 jours d'incubation démontre l'action histogénétique du derme. Si l'ectoderme de 5 jours ou l'épiderme de stade 0 est déposé sur le fragment de derme avec sa face périodermique contre le derme, celui-ci provoque un remaniement de la polarité interno-externe de telle sorte que le périoderme se retrouve en surface à la fin de la culture. Cette polarité se stabilise au cours du septième jour et ne peut plus alors être inversée.

b) *L'édification du germe plumaire.* — Le germe plumaire résulte de l'interaction inductrice des deux constituants de l'ébauche plumaire: derme et épiderme. Si l'on associe en culture sur le milieu standard un fragment de derme de stade 1 et un fragment d'épiderme de stade 0, l'explant se couvre de germes plumaires. Cette différenciation atteste le rôle inducteur du derme dans la formation de la gaine épidermique du germe. A partir du stade 2, le derme perd son activité inductrice. L'association inverse d'épiderme de stade 2 et de derme de stade 0 révèle l'action inductrice en retour de l'épiderme sur le derme. Sous l'influence de l'épiderme, les cellules

dermiques viennent coloniser la gaine épidermique des germes plumaires.

Le derme est l'inducteur primaire de l'excroissance des germes plumaires. Après avoir subi la première impulsion dermique, l'épiderme différencié joue le rôle principal dans l'édification du germe plumaire.

c) *L'orientation du germe plumaire.* — Les germes plumaires de la région dorsale ont une orientation bien définie par rapport à l'embryon. Dès leur excroissance, ils s'inclinent vers la queue de l'embryon. La culture d'associations de derme et d'épiderme, dans lesquelles l'épiderme a été tourné de 90° ou de 180° par rapport à l'axe céphalo-caudal du derme, montre que l'épiderme est seul responsable de l'orientation des germes plumaires. En effet, ceux-ci s'inclinent toujours vers le bord caudal du fragment d'épiderme, quelle que soit l'orientation du fragment de derme.

d) *Les différenciations régionales de la peau.* — Pourquoi certaines régions de la peau se couvrent-elles de plumes, pourquoi d'autres, comme les pattes, sont-elles revêtues d'écailles ? Quel est le tissu responsable de cette différence ?

Des associations combinant le derme et l'épiderme de la région du dos et de la région tarsométatarsienne mettent en évidence le rôle du derme dans la différenciation régionale de la peau et démontrent la bipotentialité du tégument de l'embryon de poulet. L'association de derme dorsal de stade 1 et d'épiderme tarsométatarsien de 12 jours se couvre de germes plumaires, mais ceux-ci diffèrent des germes plumaires normaux par la kératinisation précoce de leur épiderme. Sous l'influence du derme dorsal l'épiderme de la patte se développe anatomiquement selon la nature du derme, mais sa différenciation histologique reste conforme à son origine. L'association inverse de derme tarsométatarsien de 13 jours et d'épiderme dorsal de stade 1 fournit des écailles typiques. La kératinisation de l'épiderme dorsal sous l'action du derme de la patte est aussi rapide et du même type que celle des écailles normales.

Le derme détermine donc la qualité régionale de la différenciation cutanée. Quelle que soit l'origine de l'épiderme, le derme dorsal induit des germes plumaires, le derme tarsométatarsien des écailles.

En résumé, le mécanisme de la différenciation de la peau peut se décrire de la manière suivante :



*Première phase* : Le derme provoque la différenciation de l'ectoderme banal en épiderme typique.

*Deuxième phase* : Sous l'influence d'un facteur non encore déterminé, mais émanant vraisemblablement, comme on le verra plus loin, de l'ensemble des organes axiaux (tube neural, chorde, myotomes et sclérotomes), le derme de la peau dorsale forme ses ébauches plumaires.

*Troisième phase* : Les ébauches plumaires dermiques exercent sur l'épiderme sus-jacent une brève action inductrice qui entraîne la première excroissance de l'épiderme. En même temps, le derme détermine, par sa nature dorsale ou tarsométatarsienne, le caractère régional de la différenciation en germes plumaires ou en écailles.

*Quatrième phase* : L'épiderme, en retour, induit les cellules dermiques à coloniser la gaine épidermique et fixe, par sa polarité céphalo-caudale, l'orientation des germes plumaires.

e) *Les relations dermo-épidermiques dans la peau de l'embryon de Poulet « scaleless »*. — Des Poulets porteurs de cette mutation ont été sélectionnés au Poultry Husbandry Department de l'Université de Californie à Davis par U.K. Abbott. Les homozygotes sont caractérisés par l'absence d'écailles et par un plumage déficient qui ne couvre que certaines parties du corps; en particulier, la peau dorsale du thorax et de la région lombaire antérieure est parfaitement nue.

Il m'a paru intéressant d'étudier, en collaboration avec U.K. Abbott, les potentialités morphogénétiques du derme et de l'épiderme de la peau dorsale et tarsométatarsienne de ces mutants. La mutation affecte-t-elle la peau en entier ou l'un de ses deux constituants est-il seul défectueux ? Nous avons cultivé *in vitro* des associations hétérogènes de derme et d'épiderme prélevés sur des embryons normaux et scaleless. Les explants dorsaux ont été prélevés sur des embryons de 6 à 7 jours et demi d'incubation; les explants de la région tarsométatarsienne sur des embryons de 10 et 11 jours.

Les explants contenant de l'épiderme scaleless ne se différencient pas, qu'il s'agisse des combinaisons d'épiderme scaleless et de derme normal ou des recombinaisons d'épiderme scaleless et de derme



scaleless. Au contraire, les explants dorsaux contenant de l'épiderme normal forment des germes plumaires normaux, même dans le cas des combinaisons de derme scaleless et d'épiderme normal. Quant aux explants d'origine tarsométatarsienne, la plupart des combinaisons d'épiderme normal et de derme scaleless forme des écailles reconnaissables.

Dans la peau des embryons scaleless, la mutation affecte donc seulement l'épiderme; celui-ci est incapable de répondre à l'action morphogène du derme, normal ou scaleless, qu'on lui associe en culture. D'autre part, le derme scaleless fonctionne normalement et exerce sur l'épiderme normal la même action différenciatrice que le derme normal.

### 3° LE RÔLE DU SYSTÈME NERVEUX ET DES ORGANES AXIAUX DANS LA DIFFÉRENCIATION DES GERMES PLUMAIRES

J'ai indiqué plus haut que, si le milieu standard à base d'extrait embryonnaire de Poulet ne permet pas d'obtenir la différenciation de peau de stade 0, on peut déclencher la formation des ébauches, puis des germes plumaires en associant en culture un fragment de peau indifférenciée et un fragment de tube neural embryonnaire de poulet. Dans ces conditions l'épiderme ne s'étrécit pas, le derme ne se disperse pas à la surface du milieu et l'intégrité de l'explant se conserve pendant toute la durée de la culture. Cette action morphogène n'est pas liée, en culture, à une activité métabolique du tube neural, car on obtient le même résultat avec un fragment de tube neural tué par la chaleur. La différenciation et la croissance des germes plumaires sont encore meilleures, si on remplace le tube neural associé par de l'extrait de cerveau de Poulet embryonnaire ou adulte. L'extrait de cerveau bouilli conserve son pouvoir différenciateur. Il s'agit donc d'un facteur chimique capable de déclencher la différenciation des germes plumaires.

Ce facteur est-il un inducteur spécifique de la différenciation plumaire ou un simple apport nutritif adéquat permettant à la peau de franchir *in vitro* le seuil de sa différenciation ?

Pour tenter de résoudre ce problème, il était indispensable d'éprouver l'action éventuelle du tube neural sur la différenciation de la peau au cours de l'embryogenèse normale *in ovo*.

a) *Le rôle des organes axiaux dans la différenciation de la ptéryle spinale.* — Avec M. Kieny, nous avons pratiqué deux types d'interventions sur l'embryon de 2 jours d'incubation.

1) Excision d'un tronçon du tube neural et de la chorde dorsale. — On sait que cette opération entraîne la non-différenciation du squelette vertébral sur une longueur correspondant au segment excisé. Nous avons observé, dans la peau recouvrant la zone opérée, d'importantes perturbations de la ptéryle spinale. Dans les cas d'une lacune vertébrale relativement longue, il se forme une véritable *aptérie* qui occupe toute la largeur du dos et dont la longueur est grossièrement proportionnelle à celle de la lacune vertébrale. Au contraire, lorsque, par suite du tassement général de l'embryon, la lacune vertébrale est inexistante (malgré l'absence d'un certain nombre de vertèbres), la ptéryle spinale n'est pas interrompue par une aptérie, mais le nombre des rangées transversales de germes plumaires est réduit.

L'absence d'un segment du tube neural et des structures axiales squelettiques et musculaires se répercute donc, au niveau de la peau, par la non-formation d'une portion de la ptéryle spinale qui correspond au segment axial déficient.

2) Greffe d'un fragment d'organe axial dans le territoire présomptif du tégument ventral. — La peau de la face ventrale du poulet porte quatre ptéryles séparées l'une de l'autre par trois aptéries.

Les greffons d'organes axiaux (tube neural, chorde, myosclérotomes provenant d'embryons de 3 à 7 jours d'incubation) induisent un champ plumaire supplémentaire lorsqu'ils sont en contact avec le territoire présomptif de l'une des aptéries. A l'intérieur de ce champ plumaire supplémentaire, les germes plumaires, dont le nombre peut dépasser la centaine, sont souvent disposés très régulièrement selon un dessin qui rappelle une véritable *ptéryle*.

Par la suite, nous avons constaté que des greffons d'organes non-axiaux et non-neuraux sont aussi capables d'induire un champ plumaire supplémentaire. En fait, même certains implants inanimés, tels que des fragments d'agar-agar ou de paraffine, se sont révélés actifs. D'autres corps, comme le polyéthylène, l'aluminium en feuille ou les filtres Millipore, ne provoquent pas la différenciation de germes plumaires supplémentaires. La détermination du champ

plumaire supplémentaire a lieu pendant les premières 24 heures de contact entre l'implant et le tégument présomptif: on peut retirer le greffon 24 heures après l'implantation sans diminuer le pourcentage d'induction d'un champ plumaire supplémentaire. D'autre part, un contact de 6 heures entre l'implant et le tégument présomptif n'est pas suffisant pour obtenir un champ plumaire supplémentaire.

Le tube neural, mais aussi de nombreux autres organes et divers corps inanimés sont donc capables d'induire un champ plumaire dans une région qui normalement ne forme pas de plumes. Ces expériences montrent: 1° que les organes axiaux ne semblent pas avoir de rôle morphogène spécifique dans la différenciation des germes plumaires supplémentaires; 2° que les implants n'agissent pas par un apport cellulaire, ni vraisemblablement par la transmission d'un agent morphogène. Les résultats positifs obtenus avec la paraffine suggèrent plutôt que les implants agissent soit par leurs propriétés physicochimiques de surface, soit par une perturbation mécanique des mouvements morphogénétiques. Cette dernière possibilité est actuellement soumise à l'expérimentation.

Revenons à la question posée plus haut qui était de savoir si, en culture *in vitro*, le système nerveux (ou l'extrait de cerveau) agit en tant qu'inducteur ou en tant qu'aliment à l'égard de l'explant de peau indifférenciée. Les résultats obtenus *in vivo* incitent à écarter la première hypothèse.

Quoi qu'il en soit, les données acquises justifient de nouvelles expériences qui tentent de définir chimiquement la nature du facteur morphogène contenu dans le système nerveux du Poulet. Si elles aboutissent à la caractérisation de la ou des substances actives, elles permettront probablement de choisir entre l'une ou l'autre hypothèse.

b) *Le rôle et l'analyse biochimique de l'extrait de cerveau.* — De nombreuses explantations *in vitro* m'ont permis de caractériser le rôle du facteur morphogène contenu dans l'extrait aqueux de cerveau. Son action sur la peau est quadruple:

- 1) Il maintient l'intégrité organique de l'explant. L'épiderme ne s'étire pas exagérément, le derme ne se disperse pas à la surface du milieu. Ainsi se trouvent réalisées des conditions favorables à la différenciation des germes plumaires.



- 2) Il déclenche dans le derme la formation des ébauches plumaires, qui, à leur tour, entraînent l'excroissance des germes plumaires.
- 3) Il constitue un mélange nutritif particulièrement favorable pour la croissance des germes plumaires.
- 4) Permettant une culture prolongée et une élongation considérable des germes plumaires, il provoque, après 10 jours de culture, la différenciation des crêtes barbares et la kératinisation des couches superficielles de l'épiderme.

L'analyse biochimique de l'extrait de cerveau, actuellement en cours, a jusqu'ici donné les résultats suivants. Le facteur morphogène est thermostable à 100° C. Il se retrouve en grande partie dans le liquide surnageant après l'élimination du précipité formé par l'ébullition. La ou les substances actives sont insolubles dans l'éther et sont précipitées par l'acétone à froid. Elles conservent leur pouvoir morphogène lorsqu'elles sont redissoutes dans du liquide de Tyrode. J'ai pu établir, en collaboration avec M. Feigelson, que ce facteur est dialysable et qu'il résiste à l'hydrolyse acide ou alcaline.

---

N° 19. **A. Aeschlimann<sup>1</sup>, W. Büttiker<sup>2</sup>, A. Elbl<sup>3</sup> et H. Hoogstraal<sup>4</sup>.** — A propos des Tiques de Suisse. (*Arachnoidea, Acarina, Ixodoidea*). \*

C'est une opinion couramment répandue que les Tiques sont mal représentées dans la faune de Suisse. BOUVIER (1956), dans une étude sur les ectoparasites des animaux sauvages de ce pays, n'énu-

---

\* Résumé, le travail *in extenso* paraîtra ultérieurement.

<sup>1</sup> Institut tropical suisse, Bâle, Suisse.

<sup>2</sup> Firme J. R. Geigy S.A., Bâle, Suisse.

<sup>3</sup> Maryland University, College Park, Maryland, USA.

<sup>4</sup> United States Naval Medical Research Unit Number Three, Le Caire, R.A.U.

(From Research Project MR005.09-1402.3, Bureau of Medicine and Surgery, Navy Department, Washington, D.C.)

Les opinions affirmées dans ce travail n'engagent la responsabilité que de leurs seuls auteurs.



mère que quatre espèces d'*Ixodoidea*. Encore met-il la présence d'une de ces quatre espèces vigoureusement en doute. Mais BOUVIER affirme que si les Tiques semblent si rares en Suisse, c'est surtout parce que personne ne s'en est réellement occupé. En effet, les nombreuses références en provenance des pays limitrophes contrastent avec la pauvreté de celles de Suisse, cela d'autant plus que les frontières du pays ne coïncident absolument pas avec des limites écologiques. Le trou que représente la Suisse dans la carte de distribution des espèces en Europe occidentale n'est dû qu'à un manque d'intérêt.

Disons cependant que divers spécialistes, dans des commentaires d'ordre général sur les *Ixodoidea* des régions paléarctiques, signalent quelques stations helvétiques où des Tiques ont été collectées (voir à ce sujet la compilation des références établies par MOREL, manuscrit en communication) ainsi que le travail d'ARTHUR (1963) sur les Tiques de Grande-Bretagne.

On ne saurait assez insister sur le rôle joué par les *Ixodoidea* dans la transmission (la Tique étant le vecteur), le maintien (la Tique étant le réservoir) ou l'introduction (Tiques convoyées par les oiseaux migrateurs) de maladies diverses dans un quelconque pays. En ce qui concerne la Suisse, l'avance graduelle, d'est en ouest, de l'encéphalite à virus (tick-borne encephalitis), dont des foyers naturels ont été découverts en Autriche, la présence de tularémie à nos frontières, l'existence de piroplasmoses au Tessin et dans les vallées du Jura, rendent le problème « Tiques » très important. Il devenait urgent de s'y attaquer.

Le tableau 1 représente l'historique de la découverte des diverses espèces en Suisse. On y voit que leur nombre s'est considérablement accru en une dizaine d'années. Ainsi, nous connaissons pour l'instant en Suisse 16 espèces d'*Ixodoidea* se rattachant à 5 genres. Seul *Ixodes lividus* n'a pas été retrouvé dans les collections que nous-même avons étudiées. Par contre, la présence en Suisse de *Rhipicephalus sanguineus*, dont BOUVIER pensait qu'elle était accidentelle, a pu être confirmée.

Si l'on considère la carte des stations où les espèces ont été trouvées dans le pays, on remarque d'énormes blancs. Nous n'avons presque pas de références en provenance du Tessin et des Grisons. Même remarque pour la Suisse centrale, l'Oberland bernois, etc. Une étude systématique permettra sans doute d'augmenter encore

TABLEAU 1.

*Historique du recensement des Ixodoidea de Suisse.*

	-1939	1940-1964	1965
<b>DERMACENTOR</b>			
<i>marginatus</i> . . . . .	+	+	+
<i>reticulatus</i> . . . . .			+
<b>HAEMAPHYSALIS</b>			
<i>punctata</i> . . . . .			+
<b>IXODES</b>			
<i>arboricola</i> . . . . .			+
<i>canisuga</i> . . . . .	+		+
<i>hexagonus</i> . . . . .	+	+	+
<i>lividus</i> . . . . .	+		—
<i>pari</i> . . . . .			+
<i>ricinus</i> . . . . .	+	+	+
<i>simplex</i> . . . . .			+
<i>trianguliceps</i> . . . . .	+	+	+
<i>vespertilionis</i> . . . . .		+	+
<b>RHIPICEPHALUS</b>			
<i>sanguineus</i> . . . . .		+	+
<b>ARGAS</b>			
<i>reflexus reflexus</i> . . . . .		+	+
<i>transgariiepinus</i> . . . . .			+
<i>vespertilionis</i> . . . . .		+	+

-1939: Divers auteurs signalent la présence en Suisse d'*Ixodoidea*. Ces références éparses dans la littérature totalisent six espèces. *I. canisuga* s'appelait alors *I. vulpinus*. *I. trianguliceps* portait le nom d'*I. tenuirostris* ou d'*I. nivalis*.

1940-1964: Dans des travaux dédiés aux Chiroptères et aux ectoparasites des animaux sauvages de Suisse, on trouve des références originales, faisant passer le total des espèces de six à neuf. La présence de *R. sanguineus* est toutefois mise en doute.

1965: L'examen des différentes collections obtenues nous permet de confirmer les trouvailles des auteurs antérieurs (à l'exception d'*I. lividus* que nous n'avons pas retrouvé), et d'augmenter à seize le nombre des *Ixodoidea* actuellement connus en Suisse.

la liste des espèces présentes soit sur les Mammifères autochtones, domestiques ou sauvages, soit sur les Oiseaux migrateurs. Cette étude permettra également de répondre aux questions touchant à la distribution de ces parasites (en Suisse, l'altitude peut être un facteur important), à leur plus ou moins grande spécificité vis-à-vis de certaines « familles » d'hôtes (par exemple les Carnassiers, les

Rongeurs, les Oiseaux), ou vis-à-vis de certaines espèces d'hôtes, à leur fréquence, à leur activité saisonnière, etc.



Carte représentant les différentes stations où des *Ixodoidea* ont été trouvés en Suisse.

(● : *I. ricinus*; ○ : autres espèces.)

Le matériel examiné, dont le détail sera publié plus tard dans cette même revue, nous permet d'avoir une première vue d'ensemble sur les rapports existant entre les différentes espèces et leurs hôtes. Le tableau 2 résume les observations.

Disons encore qu'*I. ricinus* est de loin la Tique la plus fréquemment rencontrée en Suisse (voir la carte), ce qui confirme les enregistrements en provenance des pays voisins. Elle est suivie par *I. hexagonus* qui ne se gorge que sur des Mammifères de petite taille, alors qu'*I. ricinus* est très éclectique dans le choix de ses hôtes. Soulignons aussi que l'espèce *I. trianguliceps* a été trouvée à 2300 m d'altitude sur Rongeurs et Insectivores. En ce qui concerne les autres espèces, les captures sont encore trop peu nombreuses pour se faire une idée de leur fréquence. Selon le Dr AELLEN (communication personnelle), *I. vespertilionis* et *A. vespertilionis* sembleraient être fréquents sur les Chiroptères. Nous croyons pouvoir

TABLEAU 2.

*Rapports existant entre les Tiques et leurs hôtes.*

Hôtes	<i>Ixodoidea</i>	Stades trouvés sur les hôtes
<b>MAMMIFÈRES</b>		
Homme, Chien, Chat, Bœuf, Chevreuil, Chamois, Bou- quetin, Renard, Blaireau, Ecureuil et autres Ron- geurs, Insectivores . . . .	<i>I. ricinus</i>	♀♀ (♂♂) NN LL
Putois, Fouine, Renard, Blaireau, Ecureuil, Hériss- son . . . . .	<i>I. hexagonus</i>	♀♀ NN LL
Blaireau, Renard . . . .	<i>I. canisuga</i>	♀♀ NN
Rongeurs, Insectivores . .	<i>I. trianguliceps</i>	♀♀ NN LL
Mouton, Bœuf, Sanglier, Chevreuil . . . . .	<i>D. marginatus</i>	♀♀ ♂♂
Sanglier . . . . .	<i>D. reticulatus</i>	♂♂
Chien, Hérisson, (apparte- ment) . . . . .	<i>R. sanguineus</i>	♀♀ ♂♂
Bœuf . . . . .	<i>H. punctata</i>	♂
Chiroptères . . . . .	<i>I. vespertilionis</i> <i>I. simplex</i> <i>A. vespertilionis</i> <i>A. transgariëpinus</i>	LL N LL L
<b>OISEAUX</b>		
Pigeon ramier . . . . .	<i>A. reflexus reflexus</i>	♀♀ ♂♂ NN LL
Hirondelle des rivages . .	<i>I. lividus</i>	♀♀
Diverses espèces . . . . .	<i>I. arboricola</i> <i>I. pari</i> <i>I. ricinus</i>	♀♀ NN LL NN LL NN
<b>REPTILE</b>		
<i>Lacerta agilis</i> . . . . .	<i>I. ricinus</i>	NN LL

*I. ricinus* se nourrit du sang de toute une gamme de Mammifères. Mais les nymphes affectionnent particulièrement les Oiseaux. En compagnie des larves, on les trouve également sur le Lézard *Lacerta agilis*. *I. hexagonus* se



limite aux Carnivores, aux Ecureuils et surtout aux Hérissons. *I. conisuga*, plus spécifique encore, a été trouvé sur le Renard et parfois sur le Blaireau. *I. trianguliceps* se gorge sur les Rongeurs et sur les Insectivores de petite taille. Cependant, nos références sont en trop petit nombre pour pouvoir en tirer des conclusions valables sur les habitudes de cette Tique. Selon divers auteurs, *H. punctata*, dont nous ne possédons qu'une seule capture, est principalement attachée aux Ovins et aux Bovins. Quant aux Chiroptères, ils hébergent quatre espèces de Tiques. Notons pourtant qu'*I. simplex* et *A. transgariensis* n'ont été trouvés qu'à raison d'un seul exemplaire.

Comme en témoigne plusieurs travaux ultérieurs, *A. reflexus reflexus* et *I. lividus* sont spécifiques, pour la première du Pigeon ramier, de l'Hirondelle des rivages pour la seconde. *I. arboricola* semble s'attaquer à plusieurs espèces d'Oiseaux. Aucun commentaire n'est possible concernant une autre espèce de Tique d'Oiseaux, *I. pari*, par manque d'un matériel d'étude suffisant.

Rappelons enfin que les mâles du genre *Ixodes* ne se nourrissent pas. Chez *I. ricinus*, ils accompagnent cependant les femelles sur l'hôte et s'accouplent avec elles pendant le repas sanguin. Les mâles des autres espèces d'*Ixodes* rapportées ci-dessus ne se trouvent que fort rarement ou pas du tout sur l'hôte. La fécondation a lieu, selon l'espèce, dans les terriers, dans les grottes ou dans les nids d'Oiseaux.

affirmer qu'il en va de même pour *I. arboricola*, Tique qui parasite les Oiseaux ou les endroits où ceux-ci nichent. Mais il faudra attendre d'autres récoltes pour pouvoir préciser nos conclusions.

Comme on le voit, le travail est loin d'être achevé. La présente note démontre clairement que les *Ixodoidea* ouvrent aux chercheurs des champs d'investigation intéressants, soit dans le domaine de la faunistique, soit dans celui de l'épidémiologie. Vu l'intérêt des problèmes, nous envisageons de créer un groupe de travail comprenant divers spécialistes (ecto- et endoparasitologistes, virologistes, mammologistes, etc.) rattachés à divers instituts. Les premières bases pour une telle collaboration ont déjà été établies. Partout, l'accueil a été favorable.

Mais comme le travail le plus urgent concerne le recensement et l'écologie de toutes les espèces d'*Ixodoidea* de Suisse, nous nous permettons de lancer un appel aux collecteurs bénévoles, afin de les inviter à nous envoyer le matériel qu'ils pourraient rencontrer. C'est pourquoi nous recommandons aux intéressés de suivre les directives suivantes, directives qui résument les méthodes les plus efficaces pour récolter les Tiques sur les Vertébrés. Deux points importants sont à considérer: la détermination précise de l'hôte et le nombre de Tiques fixées sur le dit hôte.

- 1) *Petits Mammifères*. Les petits Mammifères doivent être envoyés aussi vite que possible, enfermés *séparément* dans des sacs de plastic (nous envisageons de fournir ces sacs) à l'adresse

de l'Institut tropical suisse, *Bâle*. Chaque animal doit être étiqueté. La date de récolte, le lieu de capture (avec dénomination du canton et le nom du collecteur), sont indispensables.

- 2) *Grands Mammifères*. Les Tiques doivent être recherchées sur et dans les oreilles, sur le cou, aux aisselles et aux aines, dans la région périnéale et périgénitale, ainsi que dans les replis de la peau. Ne pas oublier que les larves et les nymphes non gorgées sont minuscules et échappent facilement à l'attention du chercheur. Les Tiques récoltées doivent être mises dans un tube (employer un tube par hôte) contenant :

- a) soit de l'alcool à 70%. Fermer avec un bouchon.
- b) soit un papier buvard imbibé d'eau (méthode pour garder les Tiques vivantes). Fermer avec un tampon d'ouate.

L'étiquette doit être écrite au crayon, avec date, lieu de récolte, nom de l'hôte, nom du collecteur.

- 3) *Oiseaux*. Pour les Oiseaux morts, procéder comme pour les petits Mammifères. Pour les Oiseaux vivants destinés à être relâchés, procéder comme pour les grands Mammifères. Si les Oiseaux sont bagués, ne pas oublier d'enregistrer le numéro de la bague. L'examen des nids d'Oiseaux peut être également très fructueux.
- 4) *Reptiles*. Les Reptiles (Lézards en particulier) portent parfois des Tiques. Procéder alors comme pour les petits Mammifères.
- 5) *Tiques libres*. Elles se trouvent principalement sur les herbes, entre 35 et 50 cm de hauteur, et s'accrochent volontiers aux vêtements des promeneurs. Tiques à envoyer en tube (voir sous chiffre 2, a et b).

#### BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie se rapportant à ce sujet paraîtra ultérieurement dans un travail plus complet.

---

N° 20. **Eugène Binder**, Genève. — Structure de l'organe sexuel frontal des *Gymnarion* des Monts Nimba.<sup>1</sup> (Avec 10 figures dans le texte.)

Musée d'Histoire naturelle de Genève.

Les espèces de *Gymnarion* du groupe de *Gymnarion grandis* (Beck) sont souvent caractérisées par un organe rétractile, situé sur la face, entre les quatre tentacules, et portant une armature constituée par des crochets dont le nombre, la forme et la disposition varient d'une espèce à l'autre (BINDER, 1964). Le présent travail concerne l'étude histologique de cet organe chez l'espèce des Monts Nimba. (Il n'est pas encore possible de désigner cette espèce par un nom utilisable en nomenclature, car la révision systématique du groupe, basée justement en partie sur la forme de l'organe frontal, est en cours actuellement.)

#### MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

Chez cette espèce, l'organe frontal est normalement constitué, chez l'adulte, par douze lobes pétaloïdes portant chacun un crochet sur son bord libre. Ces lobes sont orientés à peu près horizontalement et disposés par paires divergentes: deux paires dorsales, deux paires ventrales et deux paires latérales (fig. 1). Le tout est entouré d'un bourrelet plus ou moins saillant. De nombreuses papilles, semblables aux autres aspérités qui couvrent la surface du mollusque, mais plus petites, couvrent le bourrelet circulaire et remplissent les intervalles entre les lobes à crochet.

Ceci est l'aspect de l'organe dévaginé. Mais, chez les adultes du moins, il est entièrement rétractile à l'intérieur de la tête et n'est alors plus visible de l'extérieur (fig. 1c). Dans cette position, la partie de la paroi du corps qui le porte est invaginée comme un sac. La rétraction est assurée par des fibres musculaires rattachant le fond de l'invagination à la couche musculaire de la paroi dorsale de la

---

<sup>1</sup> Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds national de la Recherche scientifique (n° 2884).



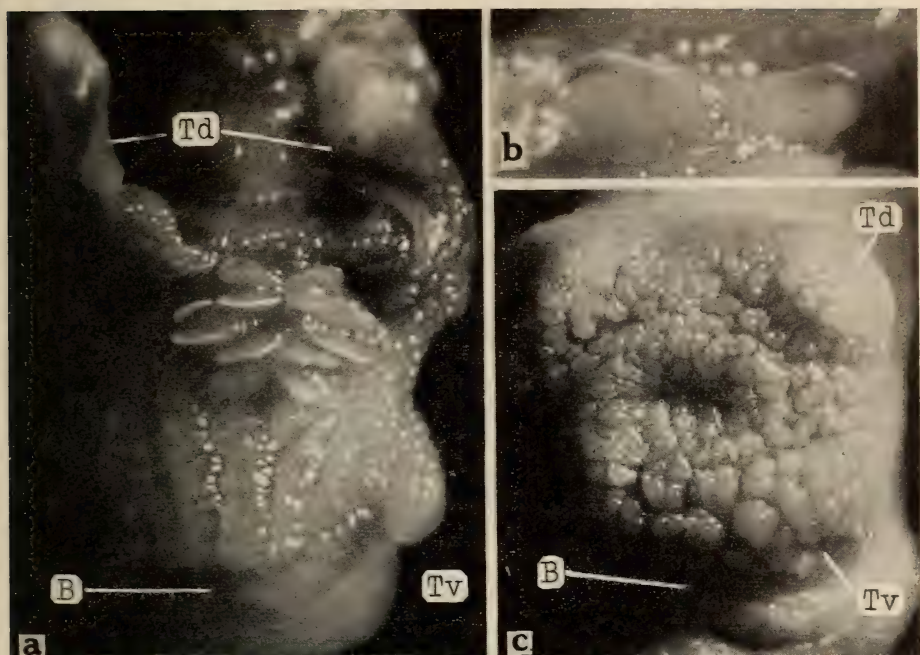


FIG. 1.

Aspect de l'organe frontal chez l'adulte.

**a**, en érection,  $\times 15$ ; **b**, deux des lobes avec leurs crochets bien visibles,  $\times 32$ ;  
**c**, l'organe est rétracté et escamoté. Repères: Td, tentacule dorsal; Tv, tentacule ventral; B, bouche  $\times 15$ .

tête, un peu en arrière des tentacules. La figure 2 montre l'orientation des crochets, vus par transparence, dans l'organe rétracté. Pendant toute la croissance et chez les individus chez lesquels il est plus ou moins atrophié, l'organe n'est pas rétractile.

Au cours du développement, l'organe apparaît d'abord, à la surface de la tête, sous la forme de six petits lobes sans crochets, correspondant aux six paires futures; ceci chez les jeunes dont la coquille mesure entre 5 et 10 mm de diamètre. Plus tard, ces lobes primitifs se divisent longitudinalement mais, avant de prendre leur forme définitive, ils passent par une phase de subdivision multiple qui donne à l'ensemble un aspect frisé (fig. 3b) tel qu'on pourrait croire qu'il s'agit d'une espèce différente si ces individus n'étaient pas toujours sexuellement immatures.



En effet, l'organe frontal est un organe sexuel accessoire. Cette affirmation, basée d'abord sur des observations des préliminaires de l'accouplement (voir photo M. BOULARD dans BINDER, 1964, fig. 1),

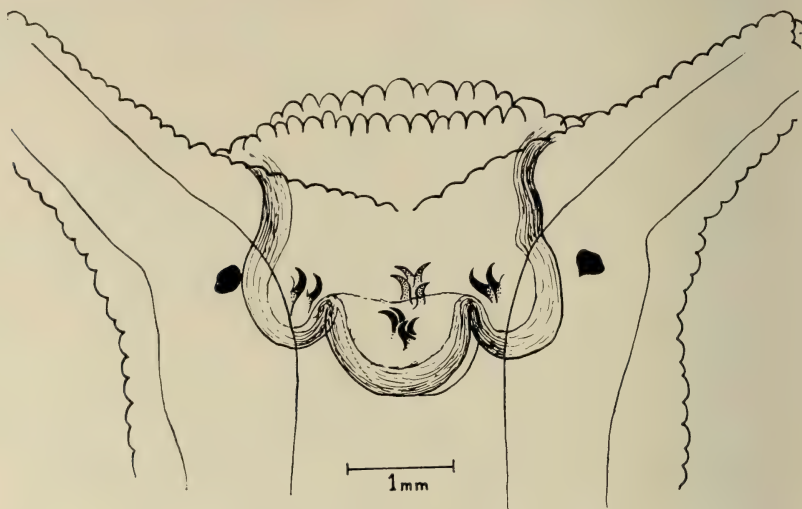


FIG. 2.

Situation de l'organe frontal rétracté à l'intérieur de la tête, représenté en transparence, et position des crochets.

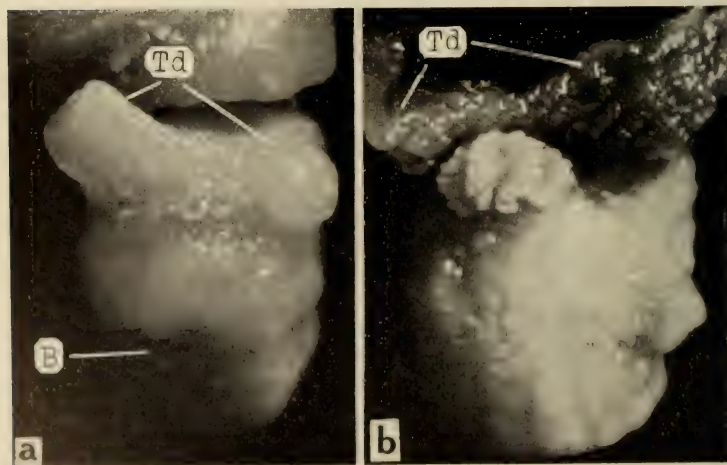


FIG. 3.

Individus jeunes: **a**, de 8 mm; **b**, de 13 mm de coquille.  
L'organe n'est pas rétractile.  $\times 15$ .

est confirmée par le fait que le développement complet du système génital ne coïncide qu'avec la différenciation complète de l'organe en question. Même lorsque le *Gymnarion* a atteint sa taille adulte, les lobes ne présentent pas toujours de crochets, ou bien ceux-ci



FIG. 4.

Individu de taille adulte à organe frontal atrophié.  $\times 15$ .

sont mal distincts, confondus avec le bord des lobes. Dans ces cas l'appareil sexuel est toujours juvénile. Ce n'est que lorsque les crochets sont complètement différenciés et dressés, comme dans la fig. 1b, qu'on trouve un système génital complètement développé et en état de fonctionner. La différence est encore plus frappante lorsqu'on examine certains individus, de taille adulte, dont l'organe frontal est atrophié (fig. 4) et ne présente plus, au lieu de lobes à crochets, que de vagues petites pustules irrégulières: chez ceux-ci le système génital est très réduit (fig. 5b). En l'absence de toute connexion anatomique, cette corrélation entre les deux organes doit être de nature endocrinienne.

## HISTOLOGIE

Le matériel examiné n'avait pas été fixé en vue d'une étude histologique. La fixation au formol 10% n'est évidemment pas idéale, non plus que la conservation pendant plusieurs mois à l'alcool à

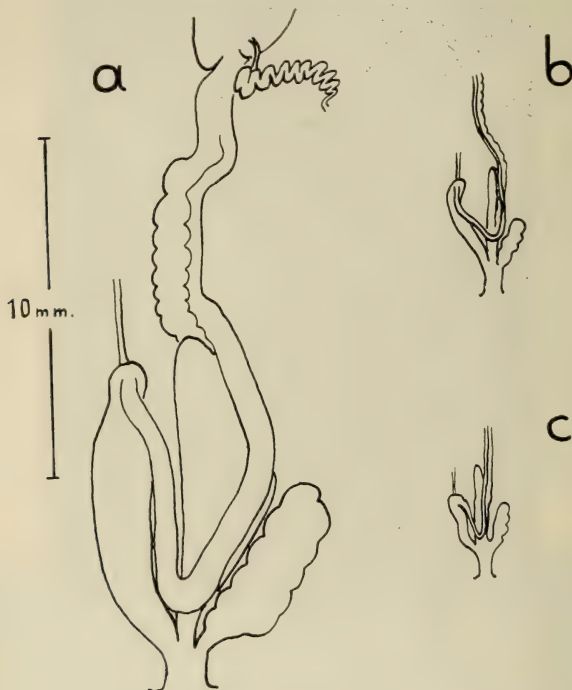


FIG. 5.

Tailles relatives des systèmes génitaux.

**a**, d'un adulte dont l'organe frontal est bien développé; **b**, d'un adulte à organe frontal atrophié, tel que celui de la figure 4; **c**, d'un jeune au stade de la figure 3b.

70%. Cependant les coupes, colorées à l'Azan-Mallory ou au mucicarmin, montrent l'essentiel de la structure de l'organe frontal.

Sur une vue d'ensemble, comme la fig. 6 qui montre une coupe parasagittale, on voit que cet organe est constitué par une certaine complication des trois couches qui forment la paroi du corps: épithélium, tissu conjonctif et couche musculaire. La couche musculaire est continue par-dessous tout l'organe, mais une partie s'en

détache dans la région dorsale et se ramifie en un bouquet de fibres qui se dirigent vers tous les points de la surface et notamment les extrémités des papilles. D'autres fibres, allant d'un côté à l'autre de

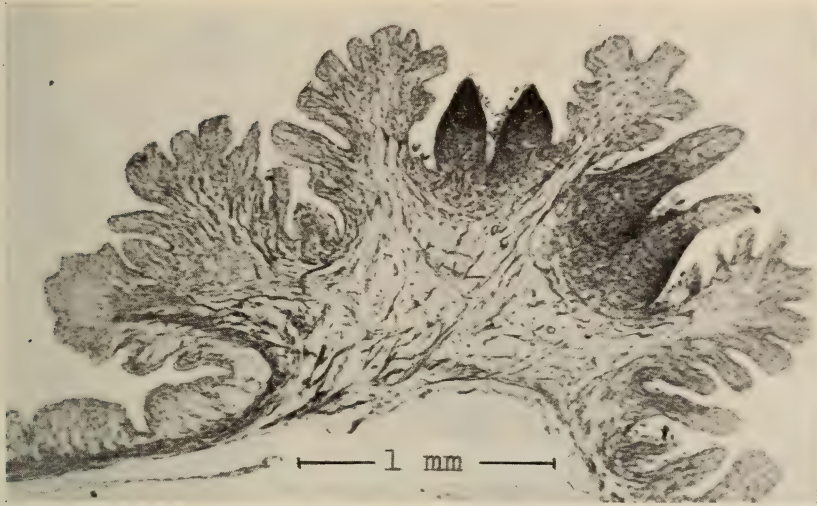


FIG. 6.

Coupe parasagittale de l'ensemble d'un organe frontal, passant par deux paires de lobes à crochets et de nombreuses papilles. Les fibres musculaires rejoignent la paroi du corps du côté dorsal (à gauche sur la figure).

l'organe, croisent les premières à angle droit et le tout forme une sorte de réseau lâche et assez régulier. Les espaces entre les fibres musculaires communiquent avec l'hémocoel; à un grossissement plus fort on voit qu'ils se continuent par de nombreuses lacunes, moins grandes, au sein du tissu conjonctif sous-épithélial, qui a ainsi la structure typique d'un tissu érectile.

Les papilles ont des formes irrégulières, semblables à celles qu'on trouve sur le reste du corps, mais plus petites. On distingue très facilement, sur coupe, les lobes portant les crochets, à leur contour simple et net, en ogive, et à leur tissu conjonctif beaucoup plus dense que celui des papilles; il est constitué surtout par des cellules fibreuses transversales et longitudinales (fig. 7 et 8). Assez lâches vers la base, ces fibres sont de plus en plus serrées dans le corps du lobe et, vers le sommet, s'épaississent et semblent fusionner en une masse compacte au sein de laquelle des cellules restent emprison-



nées, comme dans du cartilage. C'est ce tissu dense, colorable électivement au vert de méthyle comme du cartilage, qui constitue les crochets: à leur attache ils sont en continuité graduelle avec le tissu

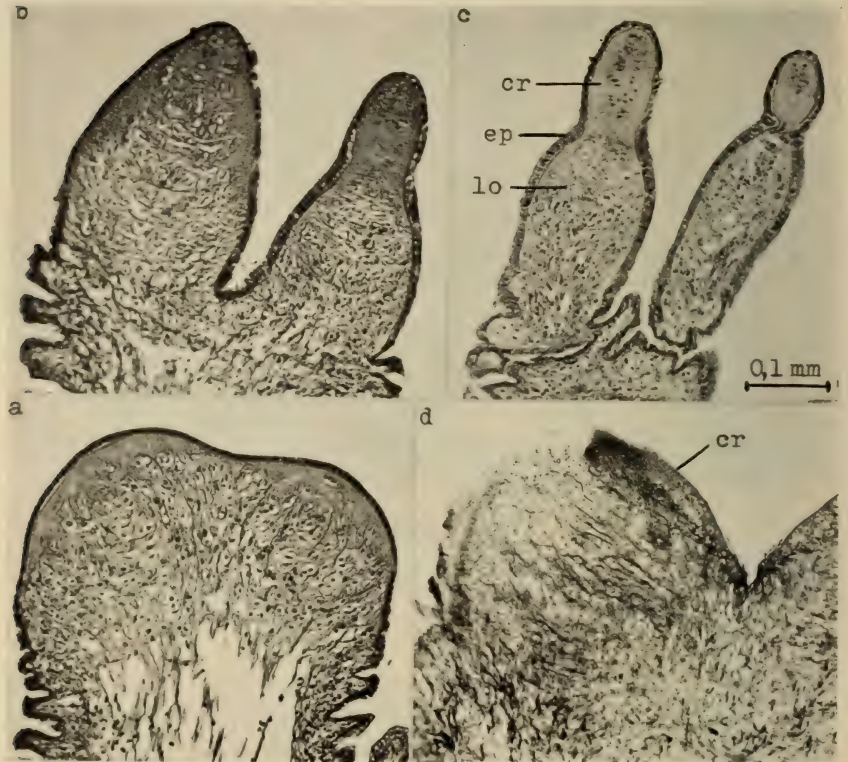


FIG. 7.

**a, b et c,** coupes transversales par rapport à une même paire de lobes à crochets, à trois niveaux successifs: **a**, vers la base des crochets; **c**, vers leur extrémité; **d**, coupe longitudinale (l'extrémité du crochet n'est pas sur la coupe); *ep*, épithélium; *lo*, lobe; *cr*, crochet.

conjonctif du lobe, tandis que vers la pointe le passage d'un tissu à l'autre est plus brusque. Les crochets se forment donc entièrement aux dépens du tissu conjonctif, sans participation ni sécrétion de l'épithélium. Ce n'est qu'ultérieurement que la pointe se soulève en déchirant l'épithélium qui la recouvre et l'isthme de tissu qui la rattache au lobe (fig. 9).

L'épithélium est unistratifié. Il est palissadique, à cellules élevées et très serrées sur le sommet des papilles, mais placées obliquement sur les côtés. Sa hauteur varie d'ailleurs d'un individu à l'autre. Sur

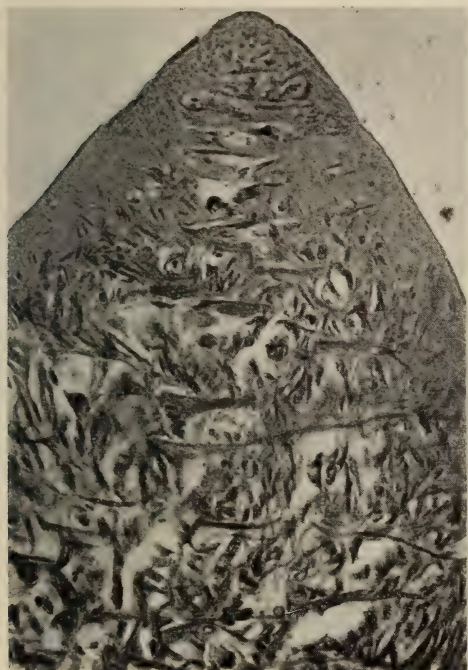


FIG. 8.

Coupe transversale d'un lobe, montrant les cellules fibreuses.



FIG. 9.

Lobe et crochet entiers, colorés et éclaircis. On voit le crochet se soulever en déchirant les tissus qui le rattachent au lobe.

les lobes, par contre, les cellules sont simplement cubiques ou même plates. L'épithélium forme, à l'origine, une couche continue par-dessus les crochets; mais dans cette région il est caduc et, lorsque les crochets sont bien formés, avec leur pointe soulevée, l'épithélium en est fréquemment absent. La coloration au mucicarmin montre que l'épithélium de l'organe frontal est très pauvre en glandes à mucus, contrairement à la peau des régions voisines où les cellules calyciformes et les glandes à mucus profondes sont abondantes. Chez les espèces de *Gymnarion* très voisines de celle du Nimba mais



dépourvue d'organe frontal, la région correspondante de la tête ne montre pas cette déplétion en glandes à mucus. (fig. 10b)

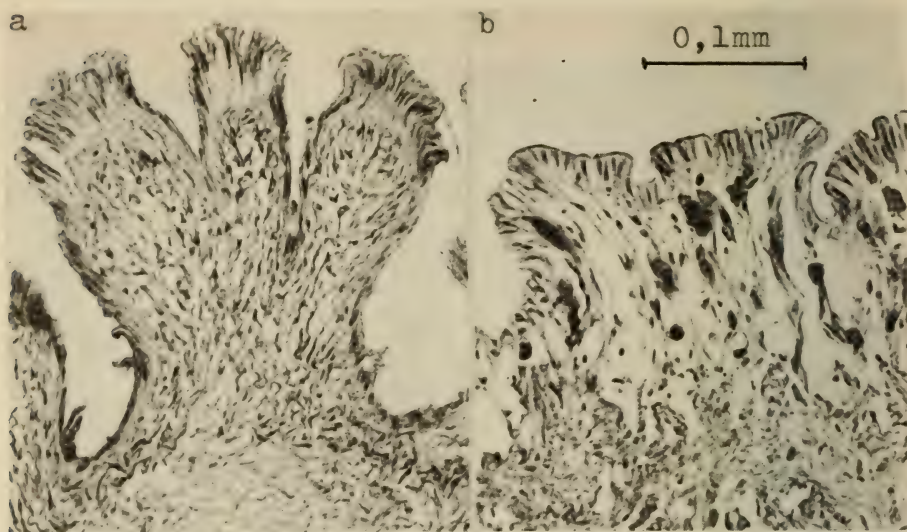


FIG. 10.

Epithélium coloré au mucicarmin.

- a**, sur une papille de l'organe frontal d'un *Gymnariion* du Nimba: pas de mucus;  
**b**, sur la face d'un *Gymnariion grandis* sans organe frontal: cellules caly-  
 ciformes et glandes à mucus profondes.

#### CONCLUSION

L'organe sexuel accessoire frontal des *Gymnariion* est apparu récemment dans l'évolution de ce groupe, puisqu'il n'existe que chez quelques espèces et que d'autres espèces très voisines, systématiquement et géographiquement, en sont dépourvues. Ceci est confirmé par l'étude histologique qui montre qu'il est constitué, assez simplement, par une spécialisation locale des tissus préexistants, sans formation d'importantes pièces anatomiques nouvelles.

#### SUMMARY

The frontal organ of some species of *Gymnariion* is an accessory sexual organ. In the species from Mount Nimba it is a diverticulum of the body-wall, which can be erected or retracted inside the head.

Special lobes of dense fibrous tissue carry each a hook of cartilage-like connective tissue, with it's point breaking free through the epithelium. The epithelium on the frontal organ has no mucous glands.

### ZUSAMMENFASSUNG

Das frontale Organ einiger *Gymnarion*-Arten ist ein accessorisches Sexualorgan. Histologisch untersucht an der Species des Mont Nimba erweist es sich als ein Diverticulum der Körperwand, welches ein- und ausgestülpt werden kann. Eigentümliche Haken werden aus dem Bindegewebe spezieller hakentragender Lappen differenziert und ihre Spitzen brechen durch die Epidermis. Das Epithel auf dem Organ zeigt keine Schleimdrüsen.

### BIBLIOGRAPHIE

BINDER, E., 1965. *Existence d'un organe de fixation sur la tête de certains Helicarionidae (Mollusques Gastéropodes)*. Arch. Sci. Genève, (séance du 15 oct. 1964) 18:

---

N<sup>o</sup> 21. **T. A. Freyvogel**, Basel. — Der «Speiakt» von *Naja nigricollis* (Speikobra)<sup>1</sup>.

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.

1. Beim sogenannten „Speiakt“ von *Naja nigricollis* wird das Gift nicht *ausgespien* sondern, lediglich mit Muskelkraft, durch die beiden Giftzähne *ausgespritzt*. Hierzu wird es weder mit Speichel oder andern Substanzen vermischt noch wird es dafür von einem Luftstrom unterstützt.

2. Vom Auslösen des „Spei“-Reflexes bis zum Auftreffen des Giftes am Feind verstreichen etwa 5/64 Sekunden; während 3/64 Sekunden wird Gift abgegeben. Zu dieser Zeit ist die Trachea geschlossen.

---

<sup>1</sup> Erscheint im vollen Wortlaut in «Acta Tropica».



3. Nach einer 14-tägigen Ruhepause gibt eine adulte *Naja nigricollis* auf elektrischen Reiz hin durchschnittlich 112 mg (Maximum 170 mg) Gift ab. Wird ein Tier andauernd dazu gereizt, kann es bis zu 28 mal hintereinander „speien“ und dabei insgesamt bis zu 135 mg Gift austossen; durchschnittlich werden in einem „Speiakt“ 3,7 mg Gift verspritzt.

4. Für Mäuse des SIM-Stammes beträgt die LD<sub>50</sub> auf 1 g Körpergewicht der Maus nach i.v. Applikation 1,2  $\gamma$ , nach s.c. Applikation 1,9-2,2  $\gamma$ . Zeitlich wirkt das Gift i.v. rascher als s.c. Für Mäuse aus Dar es Salaam liegt die LD<sub>50</sub> i.v. pro g bei 0,58-0,61  $\gamma$ . Es gibt keinen Unterschied in der Wirksamkeit des „gespienen“ und des beim „Biss“ abgegebenen Giftes.

5. Bei 253,7 m $\mu$  verlaufen die UV-Absorptionskurven für „gespienes“ wie für beim „Biss“ abgegebenes Gift gleich.

6. Anhand eines Modells wird gezeigt, dass zum Verspritzen des Giftes über 2 m Distanz etwa 1,5 kg/cm<sup>2</sup> Druck benötigt werden. Dank Anordnung und Bau dürfte der Giftapparat einer solchen Leistung ohne weiteres fähig sein.

---

N<sup>o</sup> 22. **J. Kälin**, Freiburg. — Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Im Jahre 1931 hatte DABELOW erstmals darauf hingewiesen, dass für die Untersuchung morphogenetischer Prozesse am Schädel höherer Wirbeltiere und insbesondere der Säuger eine Methode des Vergleiches zu suchen sei, welche im Prinzip von der Achse des Hirnstammes im Gebiete des Rhombencephalon bestimmt werde. 1946 wurde von KÄLIN erstmals die Orientierung nach den Clivuskoordinaten vorgeschlagen. Diese Methode entspricht der erwähnten Forderung von DABELOW; ihr Prinzip ist u.a. vom Max-Planck-Institut für Hirnforschung übernommen worden. Dabei wird der Schädel derart orientiert, dass die in der Medianebene liegende

Tangente an die cerebrale Oberfläche des Clivus horizontal verläuft. Die Gerade, welche durch das Basion geht, sowie auf der erwähnten Tangente senkrecht steht, bildet im Schnittpunkt mit ihr den Null-Punkt des Koordinatensystems. Ausgehend von dieser Orientierung wurden (KÄLIN, 1946) morphogenetische Prozesse in der Medianebene des Endocranium untersucht. Dabei konnte gezeigt werden, dass der infraclivale Sektor bei den *Platyrrhini*, den *Cercopithecoidea* und den *Pongoidea* relativ verkleinert, der supraclivale Sektor aber vergrößert wird. Unverkennbar ist auch der mehr oder weniger generelle Trend zur Verkleinerung des postclivalen Sektors. Für *Gorilla*, *Presbytis* und *Papio* konnte eine umwegige Entwicklung im praeclivalen Sektor nachgewiesen werden, indem, ausgehend von einem relativ späteren Fetalstadium, der praeclivale Teil der Schädelbasis gesenkt und nachträglich wieder gehoben wird. Diese Feststellungen liessen es wünschbar erscheinen, die Morphogenese des Endocranium weiter zu verfolgen und insbesondere ihre Beziehungen zur Änderung des Gesichtsschädels festzustellen.

Nachdem schon vorläufige Beobachtungen darauf hinzuweisen schienen, dass das Längenwachstum der Schädelbasis im Clivus besonders intensiv sei, wurde der Längenindex des Clivus (Abb. 1) berechnet (Länge des Clivus in Prozenten der totalen inneren Basislänge am Endocranium, in der Einstellung nach den Clivuskordinaten gemessen). Es ergaben sich daraus folgende Werte: \*

TAB. 1.

	$\frac{KL \times 100}{NK}$	
	Juvenil	Adult
<i>Cebus capucinus</i> . . . . .	(4) 28,0	35,4 (12)
<i>Macaca cynomolgus</i> . . . . .	(12) 32,4	35,6 (12)
<i>Presbytis cristatus</i> . . . . .	(9) 30,7	35,0 (12)
<i>Papio hamadryas</i> . . . . .	(3) 30,2	37,8 (4)
<i>Symphalangus synd.</i> . . . . .	(5) 32,5	35,6 (9)
<i>Pan troglodytes</i> . . . . .	(2) 30,0	37,7 (5)
<i>Pongo pygmaeus</i> . . . . .	(2) 27,6	40,7 (10)
<i>Gorilla gorilla</i> . . . . .	(1) 26,7	39,5 (10)
<i>Homo sapiens</i> . . . . .	(1) 30,9	35,3 (1)

\* Die Ziffern in Klammern () geben die Individuenzahlen an.



TAB. 2.

Neigungswinkel	F.O.		S.S.		P.P.	
	Juvenil	Adult	Juvenil	Adult	Juvenil	Adult
<i>Cebus capucinus</i> (juv. 4, ad. 4)	M 44,0 (41,0—46,5)	M 33,5 (29,0—37,0)	M 36,5 (26,0—50,0)	M 20,0 (17,0—23,0)	M 54,0 (51,0—59,0)	M 39,0 (31,0—44,0)
<i>Macaca cynomolgus</i> (juv. 12, ad. 12)	M 42,5 (35,5—48,0)	M 35,5 (32,0—39,0)	M 42,0 (26,5—58,5)	M 31,5 (18,0—40,0)	M 60,0 (54,0—63,5)	M 51,5 (40,0—59,0)
<i>Presbytis cristatus</i> (juv. 7, ad. 7)	M 46,0 (39,0—52,0)	M 38,0 (33,0—43,0)	M 40,5 (34,0—57,0)	M 36,0 (21,0—41,0)	M 56,5 (49,0—62,0)	M 49,0 (44,5—55,0)
<i>Papio hamadryas</i> (juv. 3, subad. 1, ad. 5)	M 56,0 (51,0—63,0)	M 42,0 (30,0—51,0)	M 52,5 (50,0—56,0)	M 30,0 (25,0—37,5)	M 76,5 (67,0—89,5)	M 72,5 (62,0—75,0)
<i>Symphalangus synd.</i> (juv. 5, ad. 5)	M 40,0 (37,5—42,0)	M 31,5 (29,0—35,0)	M 38,5 (32,0—43,0)	M 18,5 (11,0—29,0)	M 45,0 (37,0—55,0)	M 26,0 (22,0—33,0)
<i>Pan troglodytes</i> (juv. 2, subad. 1, ad. 5)	M 54,5 (47,0—62,0)	M 42,5 (39,0—46,0)	M 42,0 (34,0—50,0)	M 30,5 (22,0—38,5)	M 43,5 (42,0—45,0)	M 31,0 (28,0—36,0)
<i>Pongo pygmaeus</i> (juv. 2, ad. 10)	M 41,5 (40,5—43,0)	M 45,0 (40,0—50,0)	M 51,5 (43,5—60,0)	M 46,0 (31,0—53,5)	M 27,0 (23,5—31,0)	M 24,0 (17,5—39,0)
<i>Gorilla gorilla</i> (juv. 1, subad. 1, ad. 10)	55,0 (59,0—59,0)	M 41,5 (35,0—50,0)	35,5 (55,0—55,0)	M 36,5 (23,0—52,0)	53,0 (51,0—51,0)	M 34,5 (21,0—47,5)
<i>Homo sapiens</i> (juv. 1, ad. 2)	63,0	M 59,5 (52,0—67,0)	31,0	M 60,5 (58,5—63,0)	54,0	M 65,0 (63,0—67,0)



Für *Cebus*, *Papio* und *Symphalangus* überschneiden sich auch die Variationsbreiten nicht. Mit Ausnahme der erhaltenen Werte für die Fronton-Occipiton-Gerade bei *Pongo*, für die Sphenoidalebene bei *Gorilla* und für die Sphenoidealebene und die Gaumenebene beim Menschen, kommt allgemein der Trend zur Verkleinerung der Winkelwerte zum Ausdruck. Es ergibt sich also die generelle Hebung des Gesichtsteiles nach vorn, sowie die Drehung der Sphenoidalebene nach vorn und oben und die relative Abflachung des Neurocranium, wie sie aus der Stellungsänderung der Fronton-Occipiton-Geraden hervorgeht.

Bei der Gattung *Papio* zeigt sich, wie verschieden die Stellung der Gaumenebene bei durchaus gleichartig extremer Schnauzenbildung und fast völlig übereinstimmender Kontur der praeclivalen Basis-Innenseite und gleicher Orientierung des Planum sphenoidum sein kann. Daraus ergibt sich die weitgehende Unabhängigkeit der Basisform von der Entwicklung des Splanchnocranium, was wiederum damit zusammenhängen dürfte, dass das Endocranium seine definitive Grösse und Form bereits in einem Zeitpunkt erreicht hat, in welchem das intensive Wachstum des Gesichtsteils noch lange anhält (Abb. 2.)

Um die Beziehungen zwischen den morphogenetischen Änderungen des Endocranium in der Sagittalebene zu seiner Gesamtform und zur Form des Gehirnes zu untersuchen, sind am gesamten vorliegenden Material Ausgüsse des Endocranium hergestellt worden. Es ergibt sich, dass mit Ausnahme von *Pongo* und *Homo* eine generelle Hebung des Lobus frontalis und eine Abflachung des über der Basisebene (Clivusebene) liegenden Abschnittes von Gehirn und Endocranium anzunehmen ist. (Für *Pongo* ist das vorliegende Material zu einer sicheren Schlussfolgerung ungenügend.) Die Superposition von juvenilem und adultem Schädel nach den Clivuskordinaten ergibt für *Cercopithecoidea* und *Pongoidea* fast durchwegs eine Hebung des Porus acusticus externus und seine Verschiebung nach vorn. Die Hebung des Lobus frontalis und der praeclivalen Schädelbasis sind also auch mit Hebungsvorgängen in der Seitenwand des Schädels mehr oder weniger deutlich verbunden.

Wenn man juvenile und adulte Schädel nach der Ohr-Augen-Ebene («Fankfurter Horizontalebene») orientiert, zeigt sich mit relativer Grössenzunahme des Gesichtsteiles in verschiedenen Gruppen ein paralleler evolutiver Trend. Er besteht in der zuneh-

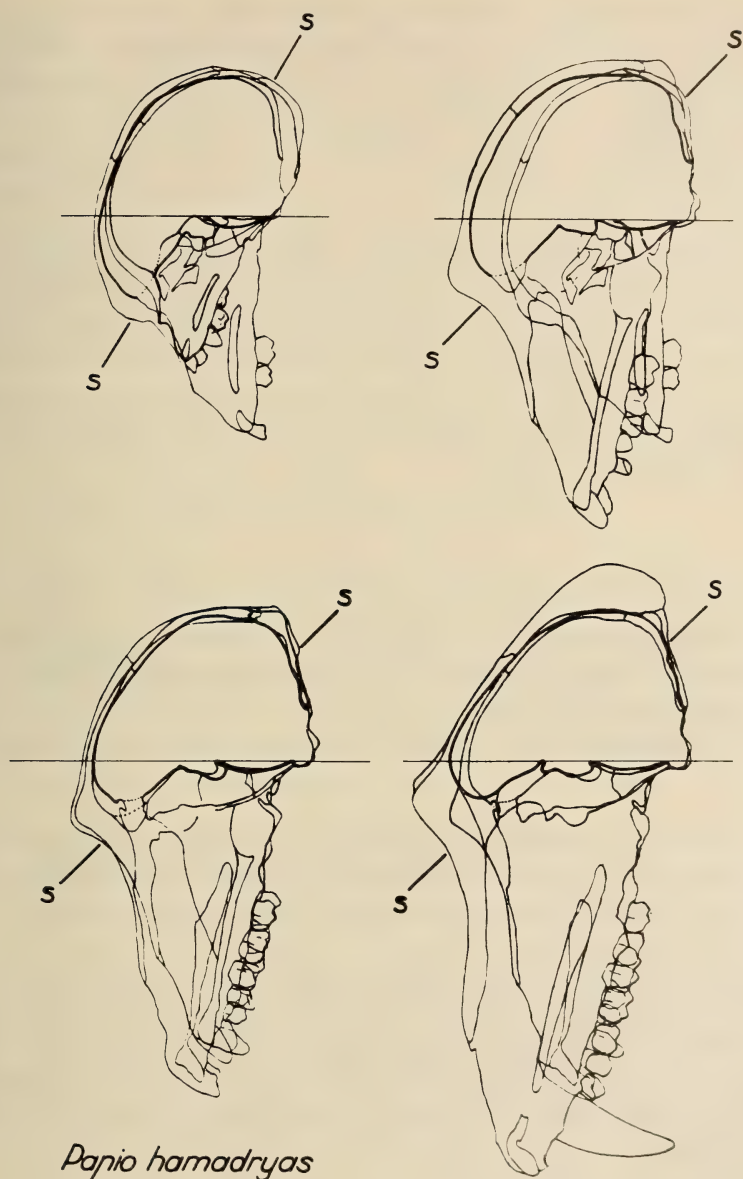


ABB. 2.

Superpositionen von je zwei postfetalen Entwicklungsstadien (total fünf Stadien) von *Papio hamadryas*. Man beachte, dass bereits auf dem dritten Stadium die definitive Form und Grösse des Endocranium im wesentlichen erreicht ist, während das Splanchnocranium noch mächtig auswächst.

menden Prognathie, der stärkeren Ausbildung des Torus supra-orbitalis und der zunehmenden Abflachung der Stirn. Diese proscopine Trias ist bei Pongiden, Australopitheciden und Hominiden nachzuweisen.

Der Vergleich einer modellhaften Vorstufe der Hominiden (Australopithecide der A-Gruppe) mit Vertretern der *Archaeanthropi*, *Palaeanthropi* und der *Neanthropi* unter Anwendung von Transformationskoordinaten zeigt, dass die Gesamtform des Schädels bei den Hominiden in der Phylogenese auf dem Weg einer progressiven Deviation mit differenzierter Acceleration des Schädelwachstums, namentlich im dorsalen Gebiet und in einem zentralen Sektor (der sich mehr oder weniger weit mit Bereichen des Lobus frontalis und des oberen Gesichtsteiles deckt) verwirklicht wurde.

#### RÉSUMÉ

Utilisant la méthode d'orientation des coordonnées du Clivus, KÄLIN avait étudié certains aspects des processus morphogénétiques du crâne chez les Primates.

En poursuivant ces études, l'auteur a obtenu les résultats suivants:

1. La mise en évidence d'une croissance allométrique positive du Clivus par rapport à la longueur de la base cranienne interne chez *Cebus* et toutes les espèces des Catarrhiniens étudiés;
2. Des modifications des angles entre le plan du Clivus, d'une part, et la ligne Fronton-Occipiton, le plan sphénoïdal et le plan du palatin, d'autre part. Tous ces angles diminuent généralement dans le matériel étudié et mentionné dans la table 2 (exception chez *Pongo pygmaeus* Hoppius, *Gorilla gorilla* Wyman et *Homo sapiens* L.);
3. Les exemples donnés pour le genre *Papio* montrent que l'orientation de la partie faciale peut être très différente chez des espèces dont l'orientation du plan sphénoïdal et la base cranienne sont presque identiques;

4. La forme de l'endocranium est largement indépendante des dimensions relatives de la région faciale et de son orientation, ce qui s'explique par le fait que le cerveau et l'endocranium ont presque atteint les dimensions définitives à un moment où la croissance de la partie faciale peut encore se poursuivre longtemps;
5. Des mesures prises sur les moulages endocraniens, il ressort que généralement le lobe frontal subit un relèvement et que la partie du cerveau située au-dessus du plan du Clivus s'abaisse en général relativement à la longueur totale du pallium;
6. Le Porus acusticus externus s'élève presque toujours en se déplaçant un peu en avant. Le relèvement du lobe frontal est donc accompagné par des mouvements morphogénétiques parallèles dans les parois latérales du crâne;
7. Si l'on oriente le crâne selon le plan de Francfort (Orbitale-Porion), une tendance commune aux Australopithécidés, aux Pongidés et à différents groupes d'Hominidés fossiles se manifeste dans la « Trias proscopine ». Elle comprend l'augmentation de la prognathie, le renforcement du Torus supraorbitalis et l'abaissement du front en corrélation avec l'augmentation relative de la partie faciale du crâne;
8. La comparaison d'un Australopithécidé du groupe « A » (*Plesianthropus transvaalensis*) avec différents groupes d'Hominidés (*Homo erectus*, *Homo sapiens neanderthalensis* et *Homo sapiens sapiens*) révèle, grâce à la méthode des coordonnées de transformation, une déviation progressive dans la forme du crâne qui est en contradiction avec l'hypothèse de la fétalisation. Il s'agit d'une déviation par accélération progressive de la croissance. Cette croissance présente une allométrie différenciée de certaines régions, surtout de la partie dorsale (dans l'orientation selon les coordonnées du Clivus) et d'un secteur coïncidant partiellement avec la région du lobe frontal, en vue latérale.



## SUMMARY

The purpose of this report is to present different changes of shape and proportions of primate skulls detected by means of a method for the morphological comparison of vertebrate skulls proposed by the author in 1946:

1. The longitudinal growth of the clivus is allometric in relation to the total inner basal length.
2. The angles formed, on one hand, by the clivus plane and the fronton-occipiton line, the sphenoidal plane, as well as the palatinal plane on the other hand, are clearly decreasing from juvenile to adult stages (exceptions in *Pongo pygmaeus* Hoppius, *Gorilla gorilla* Wyman, *Homo sapiens*, L.).
3. Among the genus *Papio*, though almost identical shape of the endocranium in different species a very different position of the palatinal plane may be realized. This is made plain by the fact that while the endocast is getting its final size and shape, the facial part keep growing until its ontological development has reached an adult stage.
4. Endocast measurements from all the available material show a relatively diminishing height of the part overlying the plane of the clivus in relation with the total length. There is a general trend to elevate the frontal lobe of the brain; the *porus acusticus externus* generally shifts into a terminal and dorsal direction. This is the proof that dislocations in the lateral walls of the neurocranium are correlated with the lifting of the frontal lobe.
5. Using orientation of the plane of Francfort we can observe a common trend in phylogenetic processes in Australopithecidae, Pongidae, and several groups of fossil Hominids, which in comparison with the relative growth of the face, involves, especially the "proscopine trias". It is expressed by increasing prognatism and enforcement of the torus supraorbitalis and the flattening of the forehead.

6. Comparison of an Australoepithecoid of the "A group" with different groups of Hominids provides a means, through the method of transformation coordinates, to establish a progressive deviation in the skull's shape that contradicts the hypothesis of fetalization. This progressive deviation in phylogeny includes progressive acceleration of growth representing a differentiated allometry which especially affects the dorsal part and a region containing the frontal lobe.

# WICHTIGSTE LITERATUR

- BIEGERT, J. 1957. *Der Formwandel des Primatenschädels*. Morpholog. Jahrbuch, Vol. 98.
- KÄLIN, J. 1946. *Zum Problem der menschlichen Stammesgeschichte*. Experientia, Vol. II/8.
- 1957. *Zur Morphogenese des Primatenschädels*. Homo, Bericht über die 5. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie. Musterschmidt-Verlag, Göttingen.
-

Nº 23. **F. Krapp**, Freiburg. — Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von *Spalax leucodon* (Nordmann, 1840) (*Rodentia*, *Mammalia*).

Zoologisch-vergleichend-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Die Gattung *Spalax* ist zirkumpontisch verbreitet. Man findet ihre Vertreter von der Grossen Ungarischen Tiefebene und Südpolen im W durch das ganze russische Schwarzerdegebiet, nach S über Kleinasien und Syrien bis nach Israel. Die einzigen Fundpunkte ausserhalb dieses mehr oder weniger geschlossenen Rahmens liegen in Libyen (ANDERSON, DUCHAMP, u.a.). ELLERMAN und MORRISON-SCOTT unterscheiden drei Arten, sämtlich hochspezialisierte, unterirdisch lebende Grabtiere, deren Augen vollständig unter der Hautoberfläche liegen. Unter den Säugetieren gibt es nur in drei Familien völlig blinde Vertreter, Formen deren Lidspalte völlig verwachsen ist: die *Notoryctidae* unter den Marsupialia, die *Chrysochloridae* unter den Insectivora und die *Spalacidae* unter den Rodentia. Die ersten zwei Formen, die konvergent eine ganze Reihe von besonderen Merkmalen, wie zum Graben mit riesigen Klauen versehene Vorderbeine, ähnliche Haartextur mit Seidenglanz und die ähnliche Ausbildung der Kopfform mit einem verhornten Nasenspiegel entwickelt haben, werden hier nicht weiter behandelt, es sei nur noch angeführt, dass beide mehr oder weniger carnivor und Bewohner lockerer Böden, meist Sand, sind.

*Spalax* ist das einzige Säugetier, das vorwiegend mit der Kopfplatte gräbt. Der eigenartige Kopf mit seiner scharfen Borstenkante, die beim Graben die Kante der Schaufel bildet, liess die Untersuchung des Kopfes und seiner Muskulatur am interessantesten erscheinen. Zwar wird schon in der ältesten Arbeit, die sich mit der Anatomie dieses Tieres befasst (DUCHAMP 1878), die eigenartige Form der Kaumuskeln erwähnt. Auch TULLBERG gab in seiner Monographie der Nagetiere einige Abbildungen der Kaumuskeln. BODNÁR gab eine kurze Beschreibung der Schädelknochen. MÉHELY schliesslich gab im Zusammenhang mit seiner Studie über Systematik und Evolution der Gattung *Spalax* auch eine,

allerdings unbefriedigende Behandlung der Kaumuskulatur. Trotzdem schien eine Neubearbeitung gerechtfertigt, da alle bisherigen Untersuchungen die funktionelle Gestalt des Schädels, die Unterteilung in Portionen nach modernen Gesichtspunkten (s. EDGEWORTH o. FIEDLER), die sehnige Versorgung der Muskeln und die Innervation zum Teil ungenügend, zum Teil überhaupt nicht berücksichtigen. Bevor auf eigene Untersuchungen eingegangen wird, sei kurz auf eine Arbeit von GAMBARJAN (1953) verwiesen. Sie beschäftigt sich mit der Umbildung der Vorderextremität zur aktiven Stütze und vergleicht *Spalax* mit *Myospalax myospalax*, *Ellobius lutescens* und *Rattus*. Wichtig sind seine Ergebnisse aus funktionellen Überlegungen. Damit der Kopf als Grabwerkzeug eingesetzt werden kann, braucht er ein entsprechend festes Widerlager, das er in den Vorderextremitäten findet. Die freie Vordergliedmasse als Ganzes ist verkürzt und verstärkt, die Muskeln der Hand werden zum Grossteil sehnig umgebildet. Die Knochen des Unterarms sind zwar nicht verschmolzen, ihre Gelenkflächen miteinander passen aber so genau zusammen, dass Elle und Speiche nicht gegeneinander bewegt werden können. Das Olecranon ulnae ist allein halb so lang wie der Körper der Elle selbst, da hieran der M. triceps brachii, der stärkste Körpermuskel von *Spalax*, ansetzt. Der Oberarmknochen ist durch Muskelansätze stark kantig, sein Gelenk mit der Scapula unter Vermittlung des Schlüsselbeins fast ein Scharniergelenk. Das Schulterblatt ist langgestreckt und schlank, ähnlich wie bei den grossen Huftieren, die ihre massigen Körper ebenfalls, meist sogar im Sprung, mit der Vorderextremität abstützen müssen. Der Bau aller Gelenke zeigt einen derart geringen Freiheitsgrad, dass nur Bewegungen in der Sagittalebene stattfinden können.

Wenn man den abgehäuteten und bis auf die Kaumuskulatur freipräparierten Kopf von *Spalax* betrachtet, so erkennt man sofort zwei im Vergleich mit anderen Nagern sehr ins Auge fallende Züge: Erstens ist der M. temporalis weit stärker als alle anderen Kaumuskeln, was bei Nagetieren zu den Ausnahmen zählt. Der zweite auffällige Zug ist die Schrägheit der Hinterhauptsfläche. Beide Merkmale sind funktionell miteinander korreliert. Die Muskulatur der Hinterhauptsfläche gewinnt durch die Vorneigung eine bedeutend vergrösserte Ansatzfläche. Der Körper von *Spalax* wird beim Graben vor allem durch die Muskulatur der Vorderextremität (GAMBARJAN) gegen den Boden versteift. Der Kopf wiederum ist



durch die Muskulatur, die vom Körper zum Hals und Kopf, sowie vom Hals zum Kopf, besonders zum Hinterhaupt, zieht, am Körper befestigt. Die Kontraktion der am Planum nuchale ansetzenden Muskeln wirkt also kopfhebend. Der Kopf wird aber nicht nur als Ganzes beim Graben nach Art einer Schaufel und eines Spatens verwendet, sondern *Spalax* lockert hartes Substrat auch mit den Zähnen auf. Die Grabbewegung wird dabei ebenso durch die Kontraktion der Muskeln des Hinterhaupts bewirkt, die den Kopf anhebt. Der enorm verstärkte Temporalis wirkt dabei analog zu dem der Raubtiere als Feststeller des Unterkiefers in seinem Gelenk. Bei den Carnivora ist er allerdings hauptsächlich zum Bewältigen einer grossen und sich bewegenden Beute geeignet, hier befestigt er den Unterkiefer wie eine zusätzliche Extremität am Kopfe und ermöglicht so das Einsetzen der Unterkieferschneidezähne zum Graben.

Der Temporalis entspringt zum überwiegenden Teil an der Faszie, die die Kaumuskulatur bedeckt. Er ist ein gutes Beispiel eines Muskels, der die Bildung eines Jochfensters bedingt: Durch die auftretenden Zugkräfte im Bindegewebe unterbleibt die Verknöcherung und es kommt der weite Raum («Orbita») zwischen Schädel und Jochbogen zustande, der für *Spalax* charakteristisch ist. Der M. masseter ist grossflächig und stark, wie bei den meisten Nagern in zwei Schichten gegliedert, eine Pars posterior und eine P. lateralis. Letztere, wie schon der Name sagt, die oberflächliche, wird in ihrem Vorderteil durch ihre in der Fossa semilunaris ansetzende Ursprungssehne charakterisiert. Dieser Teil ist vor allem für den Vortrieb des Unterkiefers beim Nagen verantwortlich. Die P. posterior ist daneben auch beim Kauen wirksam, jedoch wird sie durch ihre annähernd senkrechte Lage auch beim Nagen sehr wesentlich. Ihre Kontraktion bringt die Hebekomponente der Nagebewegung zustande. Die Resultierende aus der Hebekomponente des inneren Teils und der Vorschubkomponente des äusseren Teils führt so zu dem nagertypischen Ausschälen eines Teilstücks aus dem Nahrungsbrocken. Der M. zygomatico-mandibularis wurde von MÉHELY in vier Portionen zerlegt. Mit einiger Berechtigung kann man aber nur zwei unterscheiden. Die Wirkung ist vor allem hebend, ausser genagt wird mit diesem Muskel vor allem gekaut. Die Mm. pterygoidei sind ebenfalls vorschiebend wirksam, sie sind ausserdem die Antagonisten des Masseter, auch des Zygomatico-

mandibularis. Ihre Kontraktion verursacht das Auseinanderweichen der unteren Schneidezähne beim Kämpfen und Graben. Bei diesen Tätigkeiten wird die bindegewebig-knorpelige Symphyse der Unterkieferhälften durch den starken M. transversus mandibulae nach Art einer elastischen Binde zusammengebunden, um eine Luxation zu verhindern.

Die Innervation schliesslich bietet nicht viele Besonderheiten gegen andere Säugetiere. Im ersten Augenblick ist es allerdings verwirrend, dass der Ramus mandibularis des Nervus trigeminus nicht aus einem einheitlichen Foramen austritt. Sein Ramus dorsalis tritt durch das medial und unterhalb der Fossa glenoidea gelegene Foramen masticatorium aus, der Ramus ventralis gemeinsam mit dem N. auriculo-temporalis aus dem Foramen lacerum medium (Nomenklatur nach HILL 1935). Der gemeinsame Schaft der drei erwähnten Äste des N.V<sub>3</sub> ist in die Tiefe zum Ganglion gasseri verlagert. Unter Nagetieren scheint das ein primitiver Zug zu sein. *Rattus*, der zum Vergleich präpariert wurde, zeigt die für die meisten Säugetiere typische einheitliche Wurzel des N. mandibularis.

Als Nebenergebnis dieser Untersuchungen wurde noch eine kleine Besonderheit gefunden: Ein kleiner Muskel, der, an einer Kante im Infraorbitalkanal entspringend, an der Glandula harderi ansetzt und durch seine Kontraktion ihr Sekret in die Nase presst. Dadurch wird die Nase von eingedrungenen Erdteilchen gereinigt. Dies, sowie die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle veröffentlicht (siehe Literatur).

#### ZUSAMMENFASSUNG

Eine kurze Übersicht über funktionell-anatomische Untersuchungen am Kopf von *Spalax leucodon* wird gegeben. Vor allem Schädel und Kaumuskulatur werden analysiert, die Besonderheiten beschrieben und die Korrelationen mit der Lebensweise des Tieres aufgezeigt.

#### RÉSUMÉ

Un court aperçu est donné sur des recherches anatomique-fonctionnelles concernant la tête du *Spalax leucodon*. Surtout, le crâne

et la musculature du trijumeau furent examinés, leurs particularités furent décrites et les corrélations indiquées avec la mode de vie de l'animal.

### SUMMARY

A short review of functional-anatomic investigations on the head of *Spalax leucodon* is given. Principally the skull and musculature of mastication were examined, their particularities described and the correlation with the animal's way of life shown.

### LITERATUR

- ANDERSON, J. 1889. *On the occurrence of Spalax typhlus in Africa*. Proc. Zool. Soc. London 1889, 259-262.
- BODNÁR, B. 1928. *Adatok a magyar földikutya (Spalax hungaricus Nehring) anatómiájának és életmódjának ismeretehez*. Dissertation, Szeged.
- DUCHAMP, G. 1878. *Contribution à l'anatomie du Spalax*. Revue Sci. Nat. Paris 6, 1-13.
- EDGEWORTH, F. H. 1935. *The cranial muscles of vertebrates*. Cambridge, 493 p. (300 Text).
- ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1758-1946*. London, 410 p.
- FESTETICS, A. 1964. *Beiträge zur Ethologie, Ökologie und geographischen Verbreitung von Spalax leucodon*. Dissertation am I. Zoologischen Institut der Universität Wien. In verschiedenen Teilen im Druck.
- FIEDLER, W. 1953. *Die Kaumuskulatur der Insectivora*. Acta anatomica Basel-New York 18, 101-175.
- GAMBARJAN, P. P. 1953. *Adaptivnye osobennosti perednich konetschnostej slepca (Spalax leucodon nehringi Satunin) (Die adaptive Umformung der Vorderextremität der Blindmaus (Spalax leucodon nehringi Satunin) zur aktiven Stütze)*. Materiali pro isutscheniju fauni Armiansskoi SSR 1, 67-125. (Materialien zur Kenntnis der Fauna der Armen. SSR. 1, 67-125.)
- HILL, J. E. 1935. *The cranial foramina in rodents*. J. Mammal. 16: 121-129.
- KRAPP, F. *Melkmuskeln an der Harder'schen Drüse von Spalax leucodon (Nordmann, 1840) (Rodentia, Mammalia)*. Zool. Anz. (im Druck).
- *Schädel und Kaumuskulatur von Spalax leucodon (Nordmann, 1840) (Rodentia, Mammalia)*. Z. wiss. Zool. (im Druck).



- MÉHELY, L. (1910) 1913 und (1911) 1913. *Species generis Spalax. Die Arten der Blindmäuse in phylogenetischer und systematischer Beziehung*. Math. Naturwiss. Ber. Ungarn, Leipzig und Wien, 28, 1-390; 29, 32 Taf.
- TULLBERG, T. 1899. *Über das System der Nagethiere*. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsalensis, Ser. 3, 18, 1-514.
- 

N<sup>o</sup> 24. **G. Lampel**, Freiburg. — Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels (*Homoptera, Aphidoidea*).<sup>1</sup> (Mit 1 Textabbildung.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Die rezenten Vertreter der Blattläuse zeigen hinsichtlich ihres fortpflanzungsbiologischen Verhaltens die mannigfaltigsten Erscheinungen, die man samt und sonders als abgeleitet betrachten darf. Der ursprüngliche Zustand, der nach MORDWILKO (1928) ein reiner *Gonochorismus* war, bei dem nur geflügelte Männchen und der Begattung bedürftige, geflügelte Weibchen auftraten, ist heute nirgends mehr vorhanden. Er ist im Verlaufe der Phylogenese zunächst durch einen Generationswechsel, und zwar durch eine *Heterogonie*, ersetzt worden, indem ein Teil der Generationen, die während einer Saison auftreten, zur parthenogenetischen, eingeschlechtlichen Fortpflanzung übergingen. Als Ursache hierfür dürfen wir das reichliche Nahrungsangebot dieser Pflanzensäftesauger ansehen. Die bisexuelle Fortpflanzung wurde schliesslich auf eine einzige Generation des Jahreszyklus beschränkt, welche das befruchtete sogenannte «Winterei» produziert, das als Resistenzform zum Überstehen der kalten Jahreszeit in den gemässigten Breiten bestimmt ist. (Eine Ausnahme hiervon ist das befruchtete Ei der *Adelgidae* oder Tannenläuse, aus welchem bereits im Herbst die Junglarve schlüpft.)

Als den einfachsten Modellfall eines Generationswechsels bei den Blattläusen dürfen wir die an Eichen lebende Zwerglaus *Acanthohermes quercus* Kollar 1848 ansehen. Hier wechseln sich eine

---

<sup>1</sup> In Kürze wird eine ausführliche Behandlung des Blattlaus-Generationswechsels in Buchform erscheinen.



bisexuelle und eine parthenogenetische Generation ab (phylogenetisch handelt es sich allerdings um eine Sekundärprimitivität). In der Regel folgen aber mehrere parthenogenetische Generationen, ehe (am Ende der Saison) wieder eine bisexuelle auftritt. Dabei wird die aus dem befruchteten Ei hervorgehende Morphé zur Stamm-mutter, Fundatrix, aller folgenden parthenogenetischen Generationen, deren Vertreter, wenn sie wieder parthenogenetisch sich fortpflanzende Tiere erzeugen, Virgines, wenn sie die Tiere der bisexuellen Generation hervorbringen, Sexuparae heissen. Die Zahl der Virgo-Generationen ist bei manchen Arten fixiert, bei anderen weitgehend von Umweltseinflüssen, vor allem von der Temperatur, abhängig. Ist die Nachkommenzahl bei umweltslabilen Arten sehr gross, dann unterscheidet man eine Erst- und eine Letztgeburtenreihe (first and last born generation series), indem man immer wieder die erst-, beziehungsweise letztgeborenen Tiere jeder Generation zur Ermittlung der Generations-Zahl der Virgo-Morphé heranzieht. Bei primitiven Arten wiederholt sich auch die Morphé der Sexupara, indem sie hier keine reine, sondern eine sogenannte Virgino-Sexupara ist, die ausser den beiden Morphén der bisexuellen Generation, den Sexuales, auch Virgines und wieder (Virgino-)Sexuparae hervorbringt. Die Generations-Zahl der Fundatrix und der Sexuales ist dagegen stets = 1.

Hand in Hand mit der Vermehrung der parthenogenetischen Generationen geht in der Phylogenese der Blattlauszyklen die Tendenz zur Flügelrückbildung. Hierfür finden wir eine schöne Modellreihe unter den *Callaphididae* (Zierläusen). Flügelbesitz in allen Morphén ist nach MORDWILKO (1928) als ursprünglich, Flügelverlust bei möglichst vielen Morphén und Generationen als stark abgeleitet anzusehen. Die in diesem Sinne primitivste Art ist *Drepanosiphon californicum* Mordw. 1928, bei der noch sämtliche Morphén geflügelt sein können. Es folgen solche Arten, bei denen als einzige Morphé das Weibchen der Sexualis-Generation vom Flügelverlust betroffen wird, nachdem die Funktion der Ausbreitung der Art auf die parthenogenetischen Generationen übergegangen ist. Hierher gehören verschiedene Species aus den Unterfamilien *Phyllaphidinae* und *Callaphidinae*, z.B. *Chromaphis juglandicola* (Kalt. 1843) Walk. 1870, die kleine Walnusslaus. (Die Männchen behielten die Flügel zum Aufsuchen der Weibchen noch länger; stets flügellos in beiden Morphén der Sexualis-Generation sind erst

die Zwergsexuales der höheren *Aphidoidea*, das heisst der Familien *Pemphigidae*, *Adelgidae* und *Phylloxeridae*.) Die nächste Stufe ist der Verlust der Beflügelung bei der Fundatrix, wobei alle Virgines und (Virgino-)Sexuparae noch geflügelt sind (*Drepanosiphonini*, *Callaphidini*, *Myzocallidea* und *Eucallipterina*, soweit nicht unter die vorherigen Stufen fallend). Erst dann tritt Flügelverlust auch bei den Virgines und Sexuparae auf. Einen Modellfall für eine phylogenetisch besonders weit fortgeschrittene Art stellt *Phyllaphis fagi* (L. 1767), die Buchenzierlaus, dar, bei der Geflügelte nur noch in den beiden ersten Virgo-Generationen auftreten. Alle übrigen Generationen und Morphen, auch die Sexupara, sind flügellos (mit Ausnahme des Männchens).

Ein gewisses Hindernis für die volle Entfaltung der Zyklen stellt bei baumbewohnenden *Aphidoidea*-Arten die sommerliche Abnahme der im Frühjahr im Siebröhrensaft reichlich vorhandenen geeigneten Nahrungsstoffe dar. Es entstehen kleinwüchsige Kümmerformen, sogenannte *Aestivales*, und es erfolgt eine Verminderung der Individuenzahl und eine Verlangsamung der Entwicklung. Gewisse Arten, wie z.B. manche *Chaitophoridae* oder Borstenläuse (*Periphyllus*, *Chaetophoria*), überbrücken die ungünstige sommerliche Periode durch Latenzlarven, sogenannte *Aestivosistentes*, bis im Herbst Nahrung wieder reichlicher vorhanden ist. Andere wählen die elegantere Lösung der Heterözie, des Wirtswechsels. Sie gehen für die warme Jahreszeit auf einen sogenannten Neben-, Zwischen- oder Sekundärwirt, meist eine krautige oder Graspflanze, über, wo sie vielfach unterirdisch leben und von wo im Herbst die Sexupara, beziehungsweise bei den *Aphididae* die Gynopara und das geflügelte Männchen, auf die Holzpflanze, den Haupt- oder Primärwirt, zurückkehren. Der Wirtswechsel kann obligatorisch oder fakultativ sein. Im letzteren Falle bleibt ein Teil des Zyklus auf dem Hauptwirt bestehen und bildet hier Sexuales auch ohne Umweg über den Zwischenwirt aus. Entstehen dabei nur Weibchen, so spricht man von partieller Spanandrie, während man unter echter Spanandrie die Erscheinung versteht, dass vom Nebenwirt nur Gynoparae auf den Hauptwirt zurückkehren (bei manchen *Pineinae* unter den *Adelgidae*) (MARCHAL, 1911) und Männchen bei den betreffenden Arten völlig fehlen.

Es kam nun im Verlauf der Evolution der Zyklen vor, dass gewisse Arten «zu zeitig» zum Wirtswechsel übergingen (MORD-

WILKO, 1935), d.h. ehe sich ihr Zyklus auf dem Hauptwirt völlig stabilisiert hatte (*Neanoecia* spp., *Paranoecia pskowica* [Mordw. 1916] unter den *Thelaxidae* [Maskenläusen], manche *Aphididae* [Röhrenläuse]). Diesen Arten gelang es, auch die Sexualis-Generation und die Morphe der Fundatrix mit auf ihren ehemaligen Nebenwirt herüberzuziehen, d.h. auf eine Pflanze, die von anderen Arten der gleichen Blattlausgruppe heute noch als Nebenwirt benützt wird. Es geriet dadurch die alte BLOCHMANNsche Hauptwirts-Definition von 1889 ins Wanken, die besagte, dass bisexuelle Fortpflanzung nur am Hauptwirt stattfinde. Durch die neue Situation, dass auch am Nebenwirt bisexuelle Fortpflanzung vorkommt, erwies sich eine neue Terminologie für den *Aphidoidea*-Generations- und Wirtswechsel als dringend nötig, und ich schlug eine solche auf dem 12. Internationalen Entomologenkongress 1964 in London vor, welche darauf basiert, dass alle Morphen am Hauptwirt unter den Oberbegriff der *Civis*, alle Morphen am Nebenwirt unter den Oberbegriff der *Exsulis* gestellt werden. Die Begriffe Fundatrix, Virgo, Sexupara und Sexuales werden in je ein alternatives Begriffspaar aufgelöst: *Civis*-Fundatrix — *Exsulis*-Fundatrix, *Civis*-Virgo — *Exsulis*-Virgo, etc. Diese Terminologie hat den Vorteil, für alle Erscheinungsformen des Blattlaus-Generationswechsels anwendbar zu sein. Nur bei Subheterözie, der Vorstufe des Wirtswechsels, die bei einigen *Lachnidae* (Baumläusen), *Aphididae* (Röhrenläusen) und der Reblaus, *Viteus vitifolii* (Fitch 1855) Shim. 1867, vorkommt, ersetze ich den Begriff der *Exsulis* durch den der *Proëxsulis*. Die *Proëxsules* leben auf der gleichen Wirtspflanze wie die *Cives*, allerdings an einem anderen Ort (in der Regel an den Wurzeln), und man spricht hier von Platzwechsel. Die herbstliche Rückkehr vom Ort der *Proëxsules* zu dem der *Cives* wird entweder von der Sexupara oder aber erst von den Sexuales durchgeführt.

Die auf dem Nebenwirt mit Generationswechsel existierenden Arten bezeichnet man als holozyklische Paramonözier. Paramonözier sind Formen, welche über einen Wirtswechsel sekundär zu einer nichtwirtswechselnden Lebensweise übergegangen sind. Primär nichtwirtswechselnde Arten heißen Eumonözier, wenn sie stark polyphag (und holozyklisch) sind, auch Polyözier (REMAUDIÈRE, 1953). In der Praxis ist es oft recht schwierig zu determinieren, ob man Eu- oder Paramonözier vor sich hat. Nach der Definition REMAUDIÈRES sind Eumonözier Arten «appartenant à



des genres ou tribus dont aucune espèce n'effectue de changement d'hôte». Vice versa liegt nach den Ansichten dieses Autors Paramonözie dann vor, wenn im gleichen Genus oder Tribus neben monözischen auch wirtswechselnde Arten vorhanden sind (und zwar in der Mehrzahl). Letztere Meinung ist allerdings für die holozyklischen Hauptwirts-Monözier einzelner Familien angefochten worden, wie z.B. für die der *Thelaxidae* (Maskenläuse) und der *Pemphigidae* (Blasenläuse) (*Hormaphis shulliana* CB. 1952; *Pemphigus spirothecae* Pass. 1860). Es kann sich bei den monözischen Geschwister-Arten von Heteröziern auf dem Hauptwirt (vor allem wenn dieser einer phylogenetisch alten Pflanzenfamilie angehört) ja auch um eine Primär-Monözie handeln, aus der erst sekundär Wirtswechsel hervorging, wobei sich die ursprünglich monözischen Arten zum Teil erhielten. Das schliesst aber nicht aus, dass Paramonözie auch am Hauptwirt existiert, nur bedarf es stets diffiziler Einzeluntersuchungen, welcher Art der Monözie bei einer bestimmten Species oder Gruppe gerade vorliegt. Bei *Aphis viburni* Scop. 1767, der schwarzen Schneeballaus, z.B. ist holozyklische Paramonözie nach JANISCH (1926) dadurch erwiesen, dass neben ungeflügelten Virgino-Sexuparae auch noch gynoparenähnliche Herbstgeflügelte auftreten, die ausserdem Sexualis-Weibchen mit verdickten Hintertibien gebären, welche letztere in der Regel sonst nur bei wirtswechselnden Aphis-Arten vorkommen.

Der letzte Schritt in der Evolution der Blattlaus-Fortpflanzungsbiologie ist die vollständige Unterdrückung der bisexuellen Vermehrung und die Schaffung rein parthenogenetischer, anholozyklischer Arten. Die Loslösung dieser Geschwister- oder Parallel-Arten von holozyklischen Arten beginnt in Form der sogenannten Parazyklie, indem sich parthenogenetische Generationen, vor allem auf dem Nebenwirt, in einigen Fällen aber auch auf dem Hauptwirt, unabhängig von der Winterei-Bildung weiter erhalten und vermehren, wobei der Winter oft im Larvenstadium und sehr häufig unterirdisch überstanden wird. Aus solchen parazyklischen Nebenreihen oder Parallelreihen, die von Zeit zu Zeit wieder in den Holozyklus einmünden, entstehen anholozyklische Arten, indem im Herbst allmählich immer weniger Sexuparae erzeugt werden.<sup>1</sup> Als Beispiel sei die Rüsternblasenlaus, *Byrsocrypta*

<sup>1</sup> In begrenzten Fällen (*Pineinae*) auch, indem durch Spanandrie das Auftreten von Männchen unterdrückt wird.



*ulmi* (L. 1758) Hal. 1838, erwähnt, bei der ZWÖLFER (1958) in seinem Untersuchungsgebiet (Süddeutschland) im Herbst nur in 8 von 48 Populationen Sexuparae feststellte. Ein anderes berühmtes Beispiel für die in der Gegenwart zu beobachtende Entstehung einer anholozyklischen oder Parallel-Art ist die grüne Pflirsichblattlaus, *Myzodes persicae* (Sulz. 1776) Mordw. 1921 (Untersuchungen von MÜLLER, 1954, und anderen). In ähnlicher Weise dürften auch die rezent nur noch als Anholozykler vorliegenden Arten entstanden sein, und es ist vor allem das Verdienst MORDWILKOS (1935), erstmalig auf Zusammenhänge zwischen Anholozykliern und Holozykliern hingewiesen zu haben (bei den *Fordinae*). Nach STEFFAN (1963) ist die primäre Ursache der Anholozyklie eine genetische, nämlich «die Änderung des Erbgefüges bestimmter Populationen der heterogenetisch holozyklischen Ausgangsarten», wobei durch Mutationen bestimmte Generationen, darunter natürlich die bisexuelle, ausfallen sollen. Verschwindet dazu noch im Verlaufe der Erdgeschichte in einer bestimmten Gegend die Wirtspflanze der Sexuales (z.B. die *Anacardiaceae* bei den *Fordinae*), dann hat der Restzyklus einen besonders grossen Selektionswert. Allerdings setzt in den gemässigten Klimaten der Winter der parthenogenetischen Fortpflanzung einen Grenzpunkt, und hier können sich in der Regel nur unterirdisch oder sonstwie geschützt lebende Blattläuse dauernd parthenogenetisch halten. Anders ist das in den Tropen und Subtropen, wo ja erstens ein reichliches Nahrungsangebot vorhanden ist und zweitens eine Kälteresistenzform in Gestalt des Wintereies überflüssig wird.

Die Anholozykler sollten vom fortpflanzungsphysiologischen Gesichtspunkt nach experimenteller Prüfung, ob sie wirklich unter keinen Umständen mehr in den Zyklus einer holozyklischen Art einmünden können, stets als selbständige Arten angesehen werden und mit ihren holozyklischen Stammarten (soweit noch vorhanden) in Artenkreise zusammengefasst werden. In vorbildlicher Weise ist dies von STEFFAN (1961) bei einigen *Adelgidae* durchgeführt worden, nachdem schon 1900 CHOŁODKOWSKIJ gefordert hatte, «dass die zu einer Art gehörenden Individuen einen gleichen biologischen *Cyclus* haben sollen», da «das morphologische Kriterium des *Species*-Begriffes an sich allein unzureichend ist und durch ein biologisches Kriterium vervollständigt werden muss». CHOŁODKOWSKIJ schuf in diesem Zusammenhang den Begriff der «*Species*



sorores» (Schwester-Arten). Eine der künftigen Aufgaben der Aphidologen wird es sein, hier weitere Ordnung zu schaffen.

Als Abschluss seien die dargelegten Grundzüge der Evolution der Fortpflanzungsweise bei den *Aphidoidea* nochmals schematisch dargestellt (Abb. 1).

#### ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine Übersicht über die verschiedenen Erscheinungsformen der zum Teil recht komplizierten zyklischen Fortpflanzung der Blattläuse gegeben. Aus einer ursprünglich reinen Bisexualität entwickelte sich zunächst eine Heterogonie, wobei immer mehr parthenogenetische Generationen eingeschaltet wurden. Aus ernährungsphysiologischen Gründen wurden dann die an Holzgewächsen lebenden Arten zum Teil heterözisch, wirtswechselnd, wobei es schliesslich einigen gelang, alle Morphen auf den Neben-, Zwischen- oder Sekundärwirt herüberzuziehen. Im letzteren Falle entstanden holozyklische, sekundär nichtwirtswechselnde (paramonözische) Arten am Nebenwirt. Dadurch erwies sich eine neue Terminologie für die Biologie des *Aphidoidea*-Generationswechsels als notwendig, wie sie vom Autor 1964 vorgeschlagen wurde. Die letzte Evolutionsstufe, die völlige Ausschaltung der bisexuellen Fortpflanzung, das heisst die Schaffung anholozyklischer Arten, wird über das Stadium der Parazyklie erreicht und ist zum Teil schon realisiert, zum Teil «in statu nascendi» zu beobachten.

#### RÉSUMÉ

L'exposé présente un aperçu des différentes modalités de la reproduction cyclique, parfois si compliquée des pucerons. Avec l'intercalation de plus en plus fréquente de générations parthénogénétiques, la pure bisexualité régnant à l'origine se transforma d'abord en hétérogonie. Par l'effet de facteurs de la nutrition, une partie des espèces vivant sur des plantes ligneuses devinrent, par la suite, hétérocéciques, changeant d'hôte, quelques-unes d'entre elles finissant par transférer toutes leurs morphes sur l'hôte secondaire ou intermédiaire. Dans ce dernier cas, il en résulta des espèces paramonéciques holocycliques sur l'hôte intermédiaire.

Pour rendre compte de cette situation, une nouvelle terminologie propre à décrire les divers types de reproduction cyclique chez les *Aphidoidea* a paru nécessaire. Elle fut proposée par l'auteur en 1964. Le dernier degré de l'évolution, qui est l'élimination totale de la reproduction bisexuelle, donc la formation d'espèces anholocycliques, n'est atteint qu'en passant par l'étape de la paracyclie. Dans certains cas on peut observer cette évolution «in statu nascendi», dans d'autres elle a atteint son terme final.

### SUMMARY

The report outlines the different forms of the sometimes quite complicated cyclic reproduction of aphids. The originally pure bisexuality at first developed to heterogony with more and more parthenogenetic generations intervening. Due to nutritional factors, the species living on wood-plants then became in parts heteroecious, host-changing, some of them finally having all their morphes living on the secondary or intermediate host. In this last case holocyclic, secondarily not host-changing (paramonoecious) species resulted on the intermediate host. By this situation a new terminology for the biology of cyclic reproduction of the *Aphidoidea* proved to be necessary, and the author proposed one in 1964. The ultimate degree of evolution, which is the absolute elimination of bisexual reproduction, i.e. the creation of anholocyclic species, is realized by going through the stage of paracycly and is already being found fully accomplished as well as «in statu nascendi».

### LITERATURVERZEICHNIS

- BLOCHMANN, F. 1889. *Über die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von Chermes abietis L.* Biol. Cbl. 9: 271-284.
- CHOLODKOWSKIJ, N. 1900. *Über den Lebenszyklus der Chermes-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen.* Biol. Cbl. 20: 265-283.
- JANISCH, R. 1926. *Lebensweise und Systematik der «Schwarzen Blattläuse».* Arb. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch. 14: 291-366.



- LAMPEL, G. 1965. *Neue Aspekte in der Terminologie des Aphidoidea-Generations- und Wirtswechsels*. Proc. 12. Int. Congr. Entomol. London, 1964: 115-117.
- MARCHAL, P. 1911. *La spanandrie et l'oblitération de la reproduction sexuée chez les Chermes*. C. R. Acad. Sci. Paris 153: 299-302.
- MORDWILKO, A. K. 1928. *The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migrations) in plant-lice*. Ann. Mag. Nat. Hist., 10. ser., 2: 570-582.
- 1935. *Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung*. Ergebn. u. Fortschr. Zool. 8: 36-328.
- MÜLLER, F. P. 1954. *Holozyklie und Anholozyklie bei der Grünen Pfirsichblattlaus, Myzodes persicae (Sulz.)*. Z. angew. Entomol. 36: 369-380.
- REMAUDIÈRE, G. 1953. *Nutrition et variations du cycle évolutif des Aphidoidea*. Rev. Pathol. végét. et Entomol. agric. de France 32: 190-207.
- STEFFAN, A. W. 1961. *Die Artenkreise der Gattung Sacchiphantes (Adelgidae, Aphidoidea)*. Verh. 11. Int. Kongr. Entomol. Wien, 1960, 1: 57-63.
- 1963. *Zur systematischen und phylogenetischen Stellung der Agamospecies in den Adelgidae-Genera (Homoptera: Aphidoidea)*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wien, 1962: 640-655.
- ZWÖLFER, H. 1958. *Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea)*. Z. angew. Entomol. 40: 182-221, 528-575; 42: 129-172; 43: 1-52.

---

Nº 25. **M. Lüscher und R. Leuthold**, Bern. — Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe *Leucophaea maderae* (F.).<sup>1</sup> (Avec 1 figure dans le texte.)

Abteilung für Zoophysiology, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Der stimulierende Einfluss der Corpora allata auf den respiratorischen Stoffwechsel bei Insekten ist noch immer umstritten. So wird z.B. neuerdings von SLÁMA (1964) die durch Implantation

<sup>1</sup> Durchgeführt mit Hilfe eines Forschungskredits des Schweizerischen Nationalfonds.

von aktiven Corpora allata erzielte Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs darauf zurückgeführt, dass die atmenden Gewebe unter dem Einfluss des Hormons zunehmen. Wir haben deshalb den Versuch unternommen, die Stimulierung der Atmung an isolierten Geweben nachzuprüfen und haben hierzu als stoffwechselaktives und aus Einzeltieren in grösserer Menge erhältliches Gewebe Fettkörper von *Leucophaea maderae* verwendet.

Für jeden Versuch wurde der Fettkörper eines adulten Weibchens unter Ringerlösung herauspräpariert und in drei Warburg-Gefässe von ca. 5 ml Inhalt aufgeteilt. Ein Teil des Fettkörpers diente als Kontrolle, während den andern in die Ringerlösung innersekretorische Organe eines andern Weibchens zugegeben wurden. Für jeden Versuch verwendeten wir Organe des gleichen Spenders. Die Messung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte nach der üblichen Warburg-Methode. Die Manometer wurden während 2 Stunden alle 30 Minuten abgelesen.

In einer ersten Versuchsserie wurden dem Fettkörper einerseits Corpora allata und andererseits Corpora cardiaca zugesetzt. Das Resultat war überraschend: die Corpora allata stimulierten die Atmung nur schwach und nicht statistisch gesichert, während die Corpora cardiaca eine Erhöhung der Atmung um durchschnittlich 59%, in Einzelfällen um über 100% bewirkten. Demnach geben nicht die Corpora allata, sondern die Corpora cardiaca ein stoffwechselwirksames Hormon ab.

Da bekannt ist, dass die Corpora cardiaca Neurosekrete des Gehirns speichern (SCHARRER 1952), war nun die Möglichkeit zu prüfen, ob es sich beim stoffwechselaktiven Hormon eventuell um Neurosekret handeln könnte. Wir haben deshalb in einer zweiten Versuchsserie einerseits Corpora cardiaca und andererseits Gehirn des gleichen Spenders zugesetzt. Die Wirkung der Corpora cardiaca war in diesen Versuchen mit einem Durchschnitt der Stimulierung von 90,3% noch auffallender als in der ersten Versuchsserie. Aber auch die Gehirne hatten mit durchschnittlich 52% Stimulierung eine gut gesicherte Wirkung auf die Atmung des Fettkörpers. In 2 von 12 Fällen übertraf die Wirkung des Gehirns sogar diejenige der Corpora cardiaca. Damit scheint uns erwiesen zu sein, dass das stoffwechselaktive Hormon ein Neurosekret des Gehirns ist, das in den Corpora cardiaca gespeichert wird und von diesen unter unseren Versuchsbedingungen in das Medium abgegeben wird.

Da auch das Suboesophagialganglion neurosekretorische Zellen enthält, wurde in einer dritten Versuchsserie die Wirkung dieses Organs im Vergleich mit den Corpora cardiaca geprüft. Es ergab sich jedoch eine ganz unbedeutende und keineswegs gesicherte Stimulierung von nur 8,7%.

Die Ergebnisse der in vitro-Versuche sind in Tabelle 1 dargestellt.

TABELLE 1.

*Stimulierung des Sauerstoffverbrauchs des Fettkörpers  
von Leucophaea durch inkretorische Organe.*

Serie	Anzahl Versuche	<i>C. allata</i>	<i>C. cardiaca</i>	Gehirn	Suboeso- phagial- ganglion
1	7	10,8%	59,0%		
2	12		90,3%	52,0%	
3	6		67,4%		8,7%
Relative Stimulierung ( <i>C. cardiaca</i> = 100)		18	100	57	13

Da SÄGESSER (1960) bei kastrierten Weibchen von *Leucophaea* eine deutliche Stimulierung der Atmung durch implantierte Corpora allata nachgewiesen hat, besteht nun scheinbar ein Widerspruch zwischen den Resultaten der in vivo- und in vitro-Versuche. Da jedoch SÄGESSER bei seinen Implantationsversuchen aus technischen Gründen die Corpora allata stets mit einem kleinen Rest der Corpora cardiaca implantierte, besteht die Möglichkeit, dass dieser Rest für die Wirkung verantwortlich war. Wir haben nun die Versuche von SÄGESSER mit kastrierten und allatektomierten Weibchen wiederholt und einerseits Corpora cardiaca, andererseits von Resten der Corpora cardiaca vollkommen befreite Corpora allata implantiert. Die Atmung dieser Tiere wurde vor und nach der Operation mit Hilfe eines neuen Respirometers gemessen, das alle 24 Stunden eine Ablesung des Sauerstoffverbrauchs des ganzen Tages erlaubt.

Eine Auswahl der Ergebnisse dieser Versuche ist in der Abb. 1 dargestellt. Es zeigt sich, dass nicht alle Tiere gleich reagieren. Die implantierten *Corpora cardiaca* hatten keine Wirkung. Nur in

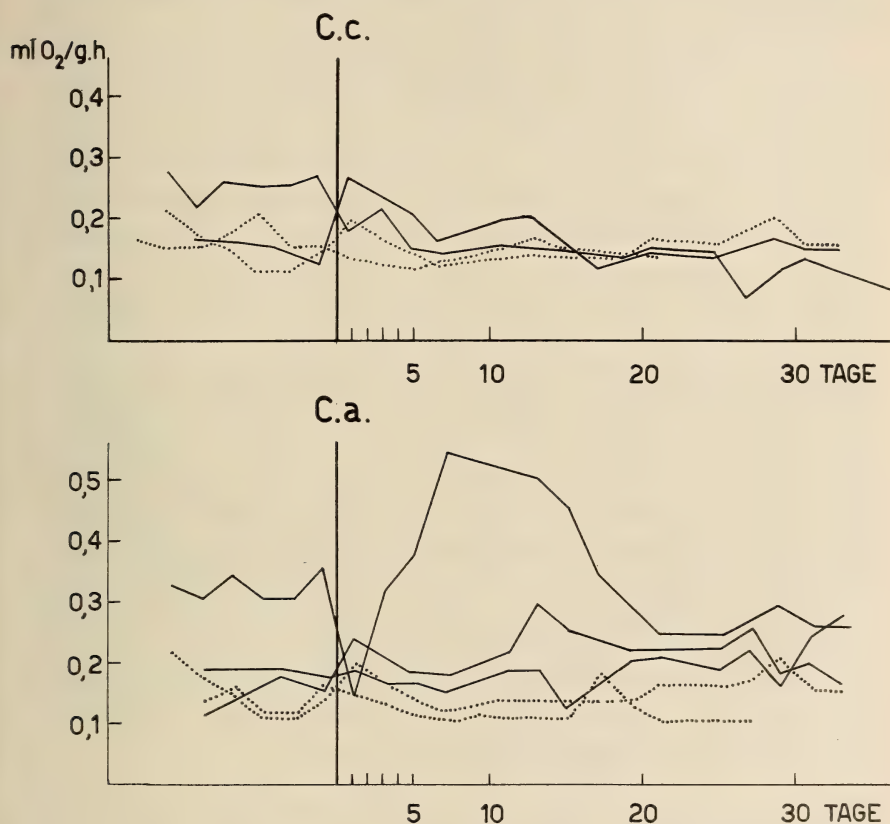


ABB. 1.

Der Sauerstoffverbrauch von kastrierten und allatektomierten Weibchen von *Leucophaea* vor und nach der Implantation von *Corpora cardiaca* (oben) bzw. *Corpora allata* (unten) (ausgewählte Beispiele).

Ausgezogene Kurven: Versuchstiere. Punktierte Kurven: Kontrolltiere, denen Ringerlösung injiziert wurde.

Einzelfällen zeigte sich ein schwaches Ansteigen des Sauerstoffverbrauchs am 1. Tag nach der Operation. Diese Wirkung ist jedoch unsicher, da sie auch bei Kontrolltieren nach Injektion von Ringerlösung auftreten kann. Damit ist jedoch nicht eine Wirkungslosigkeit der *Corpora cardiaca* nachgewiesen. Dass sich keine Wirkung



dieser Organe auf den Stoffwechsel in vivo ergibt, liegt vielleicht an der Unzulänglichkeit der Methode. Es ist anzunehmen, dass die Wirksamkeit der implantierten Corpora cardiaca nur für kurze Zeit anhält, und dass sie daher bei der ersten Ablesung 24 Stunden nach der Operation schon nicht mehr erkennbar ist.

Nach Implantation von Corpora allata stieg der Sauerstoffverbrauch in einzelnen Fällen ebenfalls nicht an, in andern aber zeigte sich eine starke Erhöhung desselben einige Tage nach der Operation. Da bei Kontrolltieren eine derartige Erhöhung der Atmung nie eintritt, muss sie hier auf eine Wirkung der Corpora allata zurückgeführt werden. Die Ergebnisse SÄGESSERS sind damit bestätigt und es kann sich bei der von ihm festgestellten Atmungssteigerung nicht um die Wirkung der Corpora cardiaca handeln.

Während die dem Fettkörpergewebe zugesetzten Corpora cardiaca die Atmung sofort auf ihr Maximum zu steigern vermögen, zeigt sich die Wirkung implantierter Corpora allata sowohl in unseren als auch in SÄGESSERS Versuchen erst nach einigen Tagen. Dies lässt darauf schliessen, dass die Corpora allata nur indirekt auf den Stoffwechsel wirken, da sonst nach Implantation aktiver Drüsen eine sofortige Wirkung erwartet werden müsste. Es ist wahrscheinlich, dass die Corpora allata auf das Gehirn einwirken und es zu vermehrter Neurosekretion anregen oder dass sie die Corpora cardiaca zu einer Ausschüttung von Hormon veranlassen. Die erste Möglichkeit ist wahrscheinlicher, nachdem THOMSEN (1961) bei *Calliphora* eine Stimulierung der Neurosekretion durch aktive Corpora allata nachweisen konnte.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Corpora cardiaca haben bei *Leucophaea* eine stimulierende Wirkung auf die Atmung des Fettkörpers in vitro. Eine entsprechende, aber etwas schwächere Wirkung hat auch das Gehirn, während die Corpora allata und das Suboesophagialganglion nahezu wirkungslos sind. Es ist anzunehmen, dass das stoffwechselaktive Hormon ein Neurosekret des Gehirns ist, das in den Corpora cardiaca gespeichert wird. Die Wirkung implantierter Corpora allata auf die Atmung in vivo beruht vermutlich auf der Wirkung einer durch ein Hormon der Corpora allata ausgelösten Neurosekretion.

## SUMMARY

The respiration of isolated fatbody tissue of *Leucophaea* is stimulated significantly by corpora cardiaca added to the medium. Brains have the same effect to a lesser degree while corpora allata and suboesophageal ganglions have no or an insignificant influence. It can be assumed that the responsible metabolism stimulating hormone is produced by the neurosecretory cells of the brain and that it is stored in the corpora cardiaca. The increased respiration in vivo after corpora allata implantation is probably caused by the neurosecretion which is stimulated by a corpora allata hormone.

## RÉSUMÉ

La respiration du corps gras isolé de *Leucophaea* peut être stimulée par addition de corpora cardiaca au milieu. L'addition d'un cerveau a le même effet à un degré moins marqué tandis que les corpora allata et le ganglion subœsophagien n'ont qu'un effet négligeable. Il est probable que l'hormone qui stimule le métabolisme respiratoire est une substance neurosécrétrice qui est produite dans le cerveau et accumulée dans les corpora cardiaca. L'augmentation de la respiration in vivo qui s'observe après implantation de corpora allata est probablement causée par la neurosécrétion qui est stimulée par une hormone des corpora allata.

## LITERATURVERZEICHNIS

- SÄGESSER, H. 1960. *Über die Wirkung der Corpora allata auf den Sauerstoffverbrauch bei der Schabe Leucophaea maderae (F.)*. J. Ins. Physiol. 5: 264-285.
- SCHARRER, B. 1952. *Neurosecretion XI. The effects of nervesection on the intercerebralis-cardiacum-allatum System of the insect Leucophaea maderae*. Biol. Bull., Woods Hole 102: 261-272.
- SLÁMA, K. 1964. *Hormonal control of respiratory metabolism during growth, reproduction and diapause in female adults of Pyrrhocoris apterus L. (Hemiptera)*. J. Ins. Physiol. 10: 283-303.
- THOMSEN, E. 1961. *Cycles in the synthetic activity of the medial neurosecretory cells of Calliphora erythrocephala and their regulation*. Mém. Soc. Endocrinol. 12: 345-343.
-

N° 26. **Claude Mermod**, Lausanne. — Fluctuations d'une population de Mulots en 1964.<sup>1</sup> (Avec 2 figures dans le texte.)

Institut de Physiologie de l'Université de Lausanne.

En Suisse, deux espèces de Mulots vivent dans les mêmes biotopes: le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.) et le Mulot fauve (*Apodemus flavicollis* Melch.). Depuis 1964, nous avons suivi l'évolution d'une population composée de ces deux espèces, dans le bois de Vernand-Dessous, à dix kilomètres au nord-ouest de Lausanne<sup>2</sup>. Il s'agit d'une forêt de hêtres et de chênes principalement, dont le sol est en grande partie occupé par des ronces.

#### MÉTHODE

Les pièges, au nombre de 150, sont espacés de dix mètres, et répartis en un réseau de 140 sur 90 m. Ils sont tendus deux fois par semaine, et relevés le matin suivant l'amorçage. Les individus capturés pour la première fois sont identifiés quant à leur espèce et à leur sexe, pesés, marqués et relâchés immédiatement sur place. Le lieu de capture est noté. Les mulots déjà marqués sont pesés à nouveau et remis en liberté après identification. Nous appellerons « population sédentaire » l'ensemble des mulots pris durant plus d'une semaine (Cf. ANDRZEJEWSKI et WIERZBOWSKA, 1961; BOVET, 1963). Le chiffre mensuel de la population est évalué graphiquement pour chaque espèce (fig. 1). Plusieurs auteurs ont utilisé une méthode similaire (Cf. ADAMS, 1959; PETRUSEWICZ et ANDRZEJEWSKI, 1962). Ce « calendrier de captures » est construit de la manière suivante: en abscisse, le temps; en ordonnée, les individus classés selon l'ordre chronologique de leur première capture. Chaque trait horizontal correspond à un individu déter-

---

<sup>1</sup> Travail bénéficiant de l'appui du Fonds national suisse pour la Recherche scientifique. (Crédit n° 2805.)

<sup>2</sup> Nous remercions ici M. Anken, ingénieur forestier de la commune de Lausanne, pour son aimable autorisation et son aide.



miné. La longueur de cette horizontale représente la durée de séjour sur le terrain d'observation, ses deux extrémités nous donnant les dates de première et de dernière capture. Il est facile d'estimer l'im-

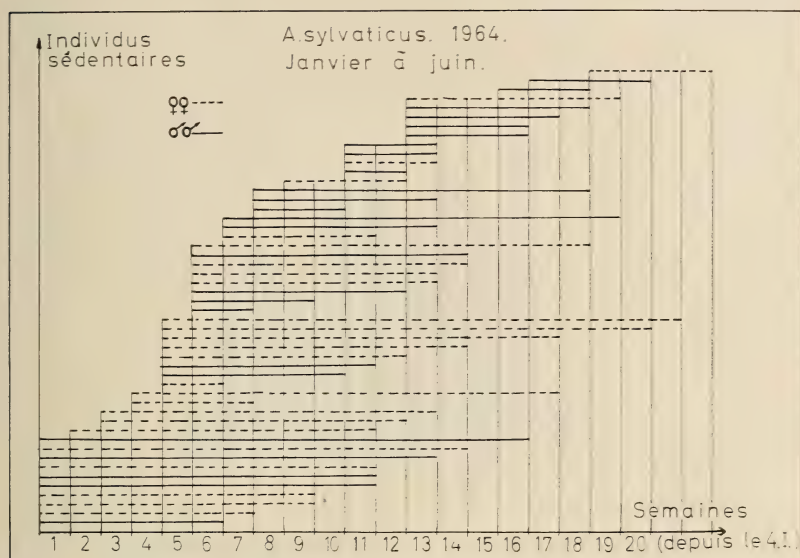


FIG. 1.

Exemple du calendrier de captures des individus résidents.  
*Apodemus sylvaticus*, janvier à juin 1964.  
 Explications dans le texte.

portance de la population à un moment donné. Une parallèle à l'axe des  $y$ , à la date choisie, coupe un nombre de traits dont la somme représente le nombre d'individus occupant le terrain à ce moment. L'estimation obtenue par cette méthode donne une corrélation élevée avec celle que fournit la méthode classique du Lincoln Index. Si ces évaluations présentent quelques défauts quant à la valeur absolue du chiffre de population, elles nous permettent cependant de comparer utilement les fluctuations de celui-ci (Cf. LINCOLN, 1930; SPITZ, 1963).

## RÉSULTATS

En 1964, 368 *A. flavicollis* et 140 *A. sylvaticus* ont été marqués. Parmi eux, en fonction du critère de sédentarité choisi, 197 *flavicollis*



et 81 *sylvaticus* sont sédentaires de façon temporaire. La sex-ratio des deux espèces est normale. En comparant les valeurs mensuelles obtenues pour chaque espèce, nous voyons une importante différence apparaître entre les fluctuations de *flavicollis* et celles de *sylvaticus* (Tabl. 1, fig. 2 a et b). La population de *flavicollis* se maintient à un niveau élevé, sans fluctuation nette, du printemps à l'automne. En revanche, la population de *sylvaticus* présente deux maxima distincts au printemps et en automne, séparés par une disparition totale de l'espèce durant l'été. Enfin, la population dans son ensemble subit une baisse brutale entre le mois d'octobre et le mois de novembre. Nous avons noté d'autre part l'absence presque complète de captures de *flavicollis* lorsque le terrain est enneigé. Des mulots de cette espèce marqués avant la neige réapparaissent après la fonte de celle-ci.

TAB. 1.

*Fluctuation des populations d'A. flavicollis et d'A. sylvaticus en 1964.*

Mois 1964	N = Pop. <i>A. sylvaticus</i>	N' = Pop. <i>A. flavicollis</i>
Janvier . . . . .	13	7
Février . . . . .	34	22
Mars . . . . .	34	30
Avril . . . . .	13	24
Mai . . . . .	7	44
Juin . . . . .	0	48
Juillet . . . . .	1	39
Août . . . . .	4	47
Septembre . . . . .	22	36
Octobre . . . . .	23	49
Novembre . . . . .	5	10
Décembre . . . . .	4	3

## DISCUSSION

Plusieurs causes de fluctuations peuvent jouer un rôle dans les résultats obtenus: la mortalité naturelle et celle qui est due aux pièges. Par mortalité naturelle, nous entendons aussi bien celle qui est due à la prédation que celle qui a pour origine la maladie ou le manque de nourriture. Une autre cause de variation est liée au

phénomène de l'*émigration* des mulots. Cette émigration, qui est une désertion du domaine vital, sans retour, peut être due aussi au manque de nourriture sur place. Elle doit être distinguée des *migrations*, qui sont saisonnières et comportent un aller et retour périodique (Cf. HAMILTON 1939; THOMPSON, 1955).

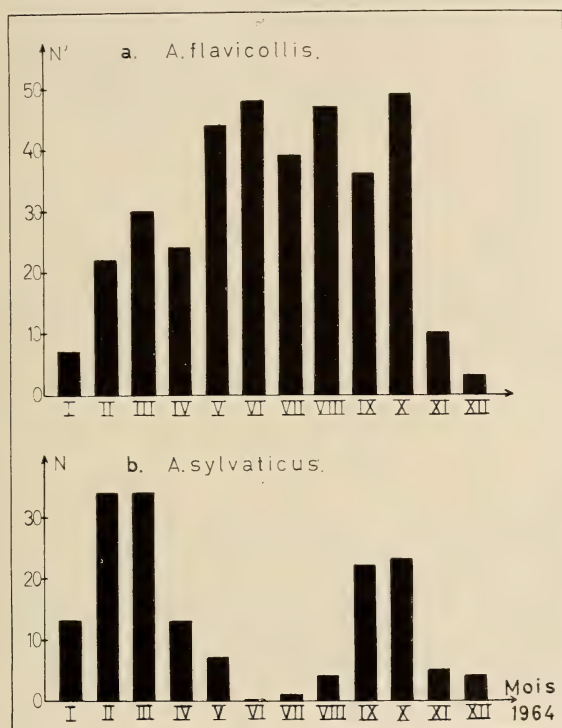


FIG. 2.  
Histogramme des populations en 1964:  
a) *Apodemus flavicollis*;  
b) *Apodemus sylvaticus*.

*Apodemus sylvaticus*: La mortalité dans les pièges ne suffit pas à expliquer les variations de cette population. En effet, du mois de mars au mois de mai, le nombre de mulots sylvestres trouvés morts dans les pièges est extrêmement réduit, inférieur de beaucoup aux autres disparitions. On peut donc penser ici à une *émigration* printanière, non compensée par un nombre suffisant de nouvelles arrivées. Ce n'est pas une *migration*, les mulots qui composent

la population de l'automne étant tous de nouveaux individus. Il est peu vraisemblable que ces mulots soient nés sur place, vu la disparition des *sylvaticus* mâles et femelles au mois de juin. De plus, aucun jeune *sylvaticus* n'a été pris dans les pièges.

*Apodemus flavicollis*: Le cas de cette espèce est différent: la mortalité dans les trappes est proche du double de celle des *sylvaticus* et dépasse en importance numérique la disparition d'anciens animaux sédentaires. Cette mortalité anormale joue sans doute le rôle le plus important dans les variations faibles et irrégulières de la population de *flavicollis*. Notons cependant un fait: lors des périodes pendant lesquelles le chiffre de la population est stable, on constate tout de même un remplacement continu des disparus par de nouveaux individus capturés. Ces nouveaux *flavicollis* sont en majorité des adultes, probablement des immigrants, mais on capture aussi de nombreux jeunes reconnaissables à leur fourrure uniformément grise et à leur poids très faible.

#### CONCLUSIONS

Les observations faites en 1964 nous ont permis de constater une différence notable dans l'évolution des populations des deux espèces de mulots vivant sur le même terrain. Il est hasardeux pour l'instant de vouloir expliquer ce phénomène, mais la suite de ce travail nous permettra, nous l'espérons, de préciser le déterminisme de ces fluctuations.

#### RÉFÉRENCES

- ADAMS, L., 1959. *An analysis of a population of snowshoe hares in Northwestern Montana*. Ecol. Monographs 29: 141-170.
- ANDRZEJEWSKI, R. et T. WIERZBOWSKA, 1961. *An attempt at assessing the duration of residence of small Rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals*. Acta Theriol. 5: 153-172.
- BOVET, J., 1963. *Observations sur la sédentarité et le domaine vital du Mulot sylvestre (Apodemus sylvaticus) en Camargue*. Terre et Vie, 1963: 266-279.
- HAMILTON, W. J., Jr. 1939. *American Mammals*. New York and London, 434 pp.

- LINCOLN, F. C., 1930. *Calculating Waterfowl abundance on the basis of banding returns*. US Dept. Agric. Circ. 118: 1-4.
- PETRUSEWICZ, K. et R. ANDRZEJEWSKI, 1962. *Natural history of a free-living population of House mice (*Mus musculus* L.) with a particular reference to groupings within the population*. Ekol. Polska, Ser. A 10: 85-122.
- SPITZ, F., 1963. *Techniques d'échantillonnage utilisées dans l'étude des populations de petits mammifères*. Terre et Vie, 1963: 203-237.
- THOMPSON, D. Q., 1955. *The 1953 Lemming emigration at Point Barrow, Alaska*. Arctic 8: 37-45.
- 

N<sup>o</sup> 27. **D. Meyer und P. Tardent**, Zürich. — Über das Verhalten von *Spirostomum intermedium* (*Spirotricha*) in Kultur. (Mit 3 Textabbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

## I. EINLEITUNG

*Spirostomum intermedium* Kahl (Abb. 1), ein etwa 600  $\mu$  langer, heterotricher Ciliate aus der Ordnung der *Spirotricha*, gleicht morphologisch weitgehend der bekannteren Art *S. ambiguum*. Bisher hat sich — soweit uns bekannt — nur EBERHARDT (1962) experimentell mit diesem Protisten befasst.

An unserem Institut trat *S. intermedium* spontan und massenweise in unbesetzten Aquarien auf, aus denen wir die für die Versuche bestimmten Tiere isolierten. Diese wurden mit Erfolg in Quellwasser, dem einige gekochte Reiskörner beigelegt waren, gezüchtet (STEINER, 1963). Als Zuchtgefässe dienten Petrischalen. Im Rahmen von Untersuchungen über das Verhalten von *S. intermedium* konnte u.a. beobachtet werden, dass sich dichte Populationen dieses Ciliaten in grösseren Kulturgefässen ununterbrochen auf und ab bewegen (Abb. 2). Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dieser im folgenden als «Zirkulationsphänomen» bezeichneten Erscheinung und deren möglichen Ursachen.



## 2. BEOBACHTUNGEN

Der Zirkulationsablauf, wie er in Abb. 2 in schematisierter Weise dargestellt ist, lässt sich in drei Phasen unterteilen:

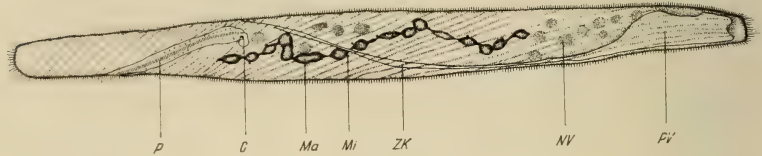


ABB. 1.

Morphologie von *Spirostomum intermedium* Kahl.

(P = Peristomrinne, C = Cytostom, Ma = Makronucleus, Mi = Mikronucleus, ZK = Zuführkanal der pulsierenden Vakuole, PV = pulsierende Vakuole, NV = Nahrungsvakuole. Vergrößerung ca. 200  $\times$ .)

1. *Phase*: Die in Abb. 2 durch Striche dargestellten Ciliaten streben aktiv schwimmend der Wasseroberfläche entgegen, wobei die Vorderenden der Zellen ausnahmslos nach oben orientiert sind (Abb. 2, Pfeile *a*).
2. *Phase*: An der Wasseroberfläche angelangt, beginnt *S. intermedium* dicht unterhalb derselben ungerichtet umherzuschwimmen (Abb. 2, Pfeile *b*). Dieses Verhalten führt zu einer fortschreitenden Anreicherung der Ciliaten in der obersten Wasserschicht. Gleichzeitig zeigen sie die Tendenz, sich an festen Gegenständen,

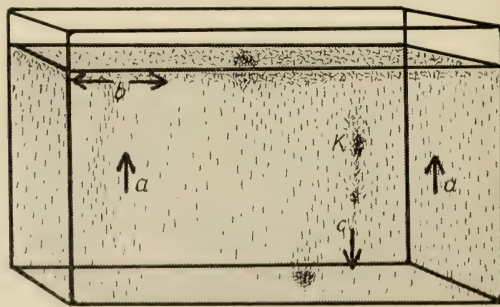


ABB. 2.

Schematische Darstellung des Zirkulationsphänomens in einem Kulturgefäß (Erläuterungen siehe Text).

so z.B. an Wurzeln von *Lemna stagnalis*, anzulagern (Abb. 3) oder sich an der Wasseroberfläche zu dichten Klumpen anzusammeln (Abb. 2, K).

3. *Phase*: Die so gebildeten, lockeren Ansammlungen sinken nun rasch auf den Grund des Gefäßes ab (Abb. 2, Pfeil *c*). Zum Teil lösen sich die Aggregate schon während des Absinkens wieder auf, indem die einzelnen Individuen sich aus dem Verbande lösen und erneut nach oben schwimmen; z.T. erfolgt die Auflösung der Gruppen erst nach einiger Zeit auf dem Grunde des Gefäßes. Mit dieser Phase ist der Kreislauf geschlossen.

### 3. VERSUCHE

Zur Abklärung der möglichen Ursachen dieses Zirkulationsphänomens wurden die beschriebenen Phasen der Erscheinung experimentellen Prüfungen unterzogen.

1. *Phase*: Das Phänomen des aktiven Aufwärtsschwimmens legt die Vermutung nahe, dass es sich um eine Taxis irgendwelcher Art handle. Da in jedem Flüssigkeitskörper Konvektionsströmungen auftreten können, wurde zunächst geprüft, ob *Spirostomum intermedium* rheotaktische Reaktionen zeigt. Zu diesem Zwecke pipetierten wir Wasserproben mit Versuchstieren aus dem Aquarium auf eine Glasplatte. Mit Hilfe begrenzender Glycerinringe konnten langgestreckte Wasserlachen erzeugt werden, in denen durch einseitiges Absaugen des Wassers mit Filterpapier und eine entsprechende Flüssigkeitszugabe am anderen Ende der Lache eine kontinuierliche Horizontalströmung aufrecht erhalten werden konnte. Das Verhalten der Ciliaten in dieser Strömung wurde beobachtet. In einer anderen Versuchsanordnung verwendeten wir mit Wasser gefüllte und mit Ciliaten besetzte Photocuvetten ( $100 \times 100 \times 5$  mm). In diesen wurde eine vertikale, in ihrer Stärke regulierbare Wasserströmung durch Einleiten von Luft erzeugt. In keinem der beschriebenen Versuche zeigten die Ciliaten ein Verhalten, welches auf Rheotaxis hindeuten würde.

Im weiteren wurde die Möglichkeit einer negativen Geotaxis erwogen. Das eingangs beschriebene Aufwärtsschwimmen der Ciliaten konnte nicht immer, sondern nur unter gewissen Bedingungen beobachtet werden. Es muss deshalb angenommen werden, dass

sich eine negative Geotaxis nur bei gleichzeitiger Anwesenheit eines oder mehrerer Begleitreize manifestiert.



Abb. 3.

Aggregate von *S. intermedium* Kahl an Wurzeln der Wasserlinse  
(*Lemna stagnalis*).  
Vergrößerung ca. 1,5  $\times$ .

Zur Überprüfung dieser Hypothese haben wir zuerst das Verhalten von *S. intermedium* gegenüber hohen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen untersucht. Mehrere Ciliaten wurden in ein mit Wasser gefülltes, luftdicht verschlossenes Röhrchen (Länge 100 mm, Durchm. 20 mm) gebracht, dessen Inhalt frei von Luftblasen war. Erst fünf bis zwölf Stunden nach Verschluss begannen die vorerst gleichmässig verteilten Versuchstiere ans obere Ende des senkrecht stehenden Röhrchens emporzuschwimmen und sich dort anzusammeln. Dieses Ergebnis lässt vermuten, dass die aktive Aufwärtsbewegung entweder durch eine erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung oder eine erniedrigte  $\text{O}_2$ -Spannung ausgelöst wird. Ein  $\text{CO}_2$ - oder  $\text{O}_2$ -Gefälle existiert im Röhrchen nicht, da dieses luftdicht verschlossen wurde. Die gerichtete Aufwärtsbewegung kann deshalb nicht auf Grund einer chemo-



taktischen Orientierung im  $\text{CO}_2$ - oder  $\text{O}_2$ -Gradienten erklärt werden, wie KLINGLER (1958) es für bestimmte Insektenarten nachweisen konnte. Sie beruht vielmehr auf einer negativen Geotaxis, die sich nur in Anwesenheit bestimmter Begleitreize, in diesem Fall Sauerstoffmangel oder  $\text{CO}_2$ -Überschuss, manifestiert. Eine andere Versuchsanordnung, bei der gasförmiges  $\text{CO}_2$  mit einer Pipette in ein offenes Kulturgefäss (Halbrundschale) eingeleitet wurde, beantworteten die Ciliaten ebenfalls mit einem negativ geotaktischen Verhalten. Da in diesem Experiment die  $\text{O}_2$ -Spannung unverändert blieb, liegt die Vermutung nahe, dass die erhöhte  $\text{CO}_2$ -Spannung allein für die Auslösung des geotaktischen Verhaltens verantwortlich ist.

2. Phase: Die Tendenz von *S. intermedium*, sich an der Wasseroberfläche an festen Gegenständen anzulagern (Abb. 3) oder sich zu verklumpen, lässt vermuten, dass es sich um die Äusserung einer Thigmotaxis handle. Da die Versuchstiere unter günstigen Zuchtbedingungen stets frei im Wasser umherschwimmen und bei gegenseitiger Berührung sofort wieder auseinanderweichen, muss für das Aggregationsphänomen ebenfalls eine besondere, durch äussere Faktoren bedingte Reaktion vorausgesetzt werden. Ein analoges Verhalten beobachtete ROSE (1964) bei *Paramaecium aurelia*. Die Natur des für die Aggregation verantwortlichen Begleitreizes ist nicht bekannt. Die Zugabe von  $\text{CO}_2$ , Ascorbinsäure, HCl oder Trihydroxymethylaminomethan zum Kulturmedium, aber auch Futtermangel können, nach unseren Beobachtungen, bei *S. intermedium* zu einer ausgesprochenen Aggregationstendenz führen. Möglicherweise sind es also ganz allgemein ungünstige Kulturbedingungen, welche die für das Auftreten thigmotaktischer Reaktionen notwendigen Begleitreize liefern.

3. Phase: Die Bildung von Zellaggregaten führt zur gegenseitigen Behinderung in den Cilienbewegungen. Möglicherweise ist sogar die beschriebene thigmotaktische Reaktion mit einer Stilllegung ganzer Cilienfelder verbunden. Dies führt — wie leicht einzusehen ist — zum raschen Absinken ganzer Zellgruppen. Wie festgestellt werden konnte, ist dieser Vorgang tatsächlich passiver Natur, da die Sinkgeschwindigkeit (5-10 mm/sec) der Aggregate stets grösser ist als die maximale Fortbewegungsgeschwindigkeit einzelner Individuen (etwa 2,5 mm/sec). Ausserdem sind die absin-



kenden Ciliaten zu einem wirren Knäuel vereinigt, in dem die einzelnen Individuen regellos orientiert sind.

Die Zellaggregate stellen keine stabilen Gebilde dar, denn sobald die Ciliatenkonzentration in deren Umgebung abnimmt, was in Bodennähe des Versuchsgefässes zutrifft, lösen sie sich wieder auf. Infolgedessen braucht nicht angenommen zu werden, dass sich die absinkenden Ciliaten deshalb aus dem Verbande lösen, weil durch den Wegfall des oder der nötigen Begleitreize die Thigmotaxis erlischt.

#### 4. DISKUSSION

Dieses eigenartige Phänomen der anhaltenden vertikalen Zirkulation von Organismen in einem Kulturgefäss trifft nach unseren Erfahrungen gelegentlich auch bei *Paramecium caudatum*, Pluteuslarven von Seeigeln und kleinen, nicht näher bestimmten Flagellaten auf. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung ist nicht bekannt. Diese wird durch das Auftreten bedingter negativer Geotaxis und bedingter Thigmotaxis in Gang gehalten. Dagegen liegt die biologische Bedeutung des negativ geotaktischen Verhaltens bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Spannung auf der Hand: die Ciliaten streben dadurch der Wasseroberfläche zu, wo das O<sub>2</sub>-Angebot grösser ist. Bei der unter ungünstigen Kulturbedingungen auftretenden Thigmotaxis handelt es sich möglicherweise um einen das Konjugationsgeschehen einleitenden Prozess. Wie wir nämlich in Zuchtschalen wiederholt beobachten konnten, geht der Bildung von Konjugantenpaaren bei dieser Art stets eine starke Agglutination der Ciliaten voraus.

Das hier beschriebene Zirkulationsphänomen von *S. intermedium* scheint somit die Resultante von zwei an sich biologisch «sinnvollen», aber unabhängigen Geschehen zu sein, die — wenn sie gleichzeitig auftreten — einen biologisch «sinnlosen» Vorgang zur Folge haben, denn das Zirkulationsphänomen gewährleistet weder eine genügende O<sub>2</sub>-Versorgung der Zellen, noch die Vorbereitung zur Konjugation.

#### 5. ZUSAMMENFASSUNG

Bei hoher CO<sub>2</sub>-Spannung und grosser Populationsdichte ist *Spirostomum intermedium* (*Spirotricha*) in Kulturgefässen einer

ununterbrochenen Vertikalzirkulation unterworfen. Das auf negativer Geotaxis und Thigmotaxis beruhende Verhalten wird — wie experimentell nachgewiesen werden konnte — durch eine Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Spannung bewirkt. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung wird diskutiert.

## 6. SUMMARY

*Spirostomum intermedium* (*Spirotricha*) is subjected to an uninterrupted vertical circulation in culture dishes under conditions of high  $\text{CO}_2$ -tension and large population density. This behavior is the result of negative geotaxis and thigmotaxis, and — as has been shown experimentally — a function of  $\text{CO}_2$ -tension. The biological significance of this phenomenon is discussed.

## 7. RÉSUMÉ

Dans les récipients de culture les populations denses de *Spirostomum intermedium* (*Spirotricha*) sont soumises à une circulation ininterrompue dans le plan vertical, lorsque la tension du  $\text{CO}_2$  est élevée. Ce phénomène est dicté par un géotactisme négatif d'une part et par un thigmotactisme d'autre part. Il est déclenché, comme nous l'avons pu démontrer expérimentalement, par l'augmentation de la tension du  $\text{CO}_2$ . La signification biologique de ce phénomène est discutée.

## LITERATURVERZEICHNIS

- EBERHARDT, R. 1962. *Untersuchungen zur Morphogenese von Blepharisma und Spirostomum*. Arch. f. Protistenkunde, 106: 241-341.
- KAHL, A. 1932. In F. DAHL: *Die Tierwelt Deutschlands*. 25. Teil. Gustav Fischer Verlag, Jena, 399-650.
- KLINGLER, J. 1958. *Die Bedeutung der Kohlendioxyd-Ausscheidung der Wurzeln für die Orientierung der Larven von Otiorrhynchus sulcatus F. und anderen bodenbewohnenden phytophagen Insektenarten*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 31: 205-269.
- ROSE, W. 1964. *Versuchsfreie Beobachtungen des Verhaltens von Paramaecium aurelia*. Z. Tierpsych. 21: 257-279.
- STEINER, G. 1963. *Das zoologische Laboratorium*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
-

N° 28. **A. Meylan**, Nyon. — Répartition géographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (*Mamm.-Insectivora*).<sup>1</sup> (Avec 6 figures dans le texte.)

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne;  
Stations fédérales d'essais agricoles, Domaine de Changins, Nyon.

La musaraigne carrelet, *Sorex araneus* L., est sans aucun doute le petit Mammifère européen dont l'étude chromosomique présente le plus grand intérêt pour le cytologiste et le taxonomiste. Plusieurs travaux ont été publiés sur les chromosomes de *S. araneus*. BOVEY (1949) a donné la première description de la formule chromosomique de cette espèce. SHARMAN (1956), FORD, HAMERTON et SHARMAN (1957), FORD et HAMERTON (1958) et FORD et GRAHAM (1964) sont les auteurs de quatre petites notes sur les chromosomes de *S. araneus* capturés dans diverses localités de Grande-Bretagne. En 1964, j'ai consacré au polymorphisme chromosomique de cet Insectivore un travail dont les premiers éléments avaient fait l'objet de deux communications préliminaires (MEYLAN, 1960, MATTHEY et MEYLAN, 1961).

Ces recherches ayant permis de mettre en évidence l'existence de deux types chromosomiques nettement distincts et vraisemblablement déjà isolés génétiquement, il m'a paru intéressant de poursuivre l'étude de la répartition géographique de ces deux races en Europe.

En été 1964, j'ai effectué un voyage de trois mois dans le nord du continent. Au cours de cette expédition, 226 *S. araneus* ont été piégés dans 22 localités différentes. Des préparations par écrasement ont été effectuées à partir de la rate des 155 sujets capturés vivants, selon la technique que j'ai décrite en 1964. Pour obtenir des cinèses contractées et facilement analysables, j'ai fait subir aux animaux avant de les sacrifier un choc colchicinique de 90 minutes par injection intrapéritonéale de 0,3 cc de « Coleémide Ciba » (solu-

<sup>1</sup> Travail bénéficiant d'un subside du Fonds national suisse de la Recherche scientifique.



tion 1/1000). Quelques sujets n'ont pas supporté ce traitement et n'ont pas donné de résultats.

Dans la première phase de l'étude de cet important matériel, je me suis limité à l'examen de trois « squashes » par individu fixé. J'ai cherché à déterminer le type cytologique et le nombre chromosomique de chaque sujet sans procéder à l'analyse détaillée des populations polymorphes du type **B**. Des figures diploïdes parfaitement claires ont été relevées chez 92 *S. araneus* provenant de 18 localités. Je rapporte également dans ce travail quelques données nouvelles sur des *S. araneus* de Suisse et des Pyrénées.

M. Claude Vaucher m'a accompagné durant la campagne de piégeage effectuée dans le nord de l'Europe. Je remercie ce sympathique collaborateur de son aide précieuse dans la capture et la fixation des animaux.

Les caractéristiques des caryotypes des races chromosomiques **A** et **B** ont été établies sur la base de métaphases spermatogoniales dans un précédent travail (MEYLAN, 1964). Les figures colchicinales présentant un aspect différent dû à la fissuration des éléments en leurs deux chromatides, il est utile de redonner sommairement la description des deux formules chromosomiques de base. Des mensurations précises, fondées sur un grand nombre de cinèses, permettront par la suite de mieux définir les caractéristiques de chaque couple ainsi que les relations chromosomiques existant entre les deux races.

Le type chromosomique **A**, constamment monomorphe, est caractérisé par un nombre diploïde égal à 23 chez le ♂ et à 22 chez la ♀ (fig. 1 et 2, caryogrammes fig. 5). La différence d'une unité entre les nombres chromosomiques ♂ et ♀ est due à la présence de chromosomes sexuels multiples de type  $X-Y_1 Y_2$  (BOVEY, 1949, SHARMAN, 1956). Le nombre fondamental ou nombre de bras chromosomiques chez la ♀ est de 42.

S'il possède un trivalent sexuel de même nature, le type chromosomique **B** présente un caryotype différent avec un nombre fondamental égal à 40. Cette race **B** est caractérisée de plus par une variation étendue du nombre diploïde relevant de processus robertsoniens. Le nombre chromosomique minimum, signalé pour la première fois par FORD, HAMERTON et SHARMAN (1957), est égal à 21 chez le ♂ et à 20 chez la ♀ (fig. 3 et 4, caryogrammes fig. 5). Faisant suite à l'observation de ♂♂ dotés de 31 éléments provenant



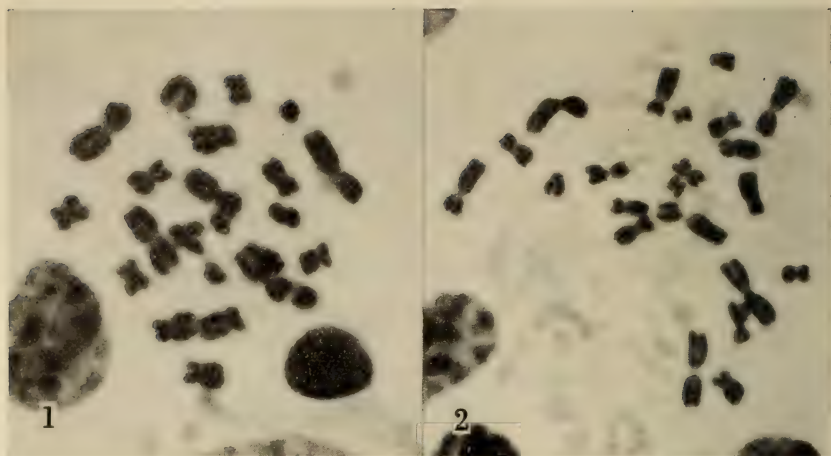


FIG. 1 et 2.

Divisions diploïdes du type A.  $\times 1800$ .

Fig. 1: ♂  $2N = 23$  (Jalhay, Belgique).

Fig. 2: ♀  $2N = 22$  (Makkinga, Pays-Bas).

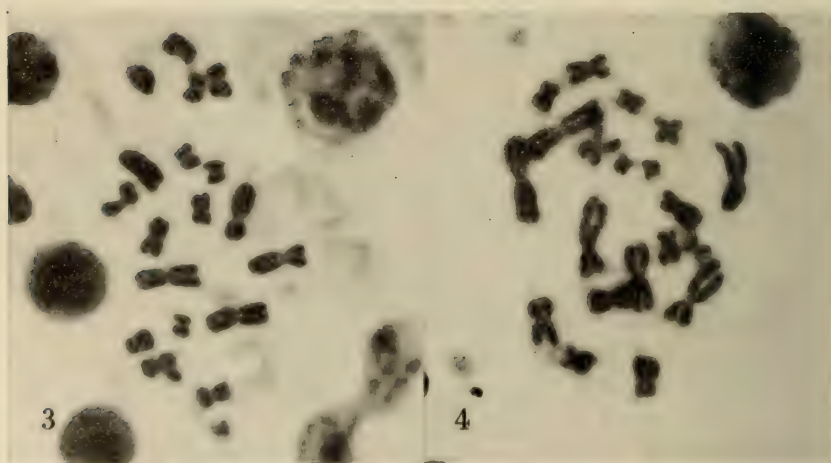


FIG. 3 et 4.

Divisions diploïdes du type B.  $\times 1800$ .

Fig. 3: ♂  $2N = 21$  (Vedasa, Suède).

Fig. 4: ♀  $2N = 20$  (Gadevang, Danemark).

d'une population occupant la partie supérieure du val d'Illiez (Valais, Suisse) (MEYLAN, 1964), le Dr C. E. Ford m'a communiqué que des individus ayant 32 chromosomes ont été découverts au col de Voza (Haute-Savoie, France), ce qui implique que des phénomènes robertsoniens touchent non 5, mais 6 paires autosomiques. Ce polymorphisme des couples 3 à 8 conduit au nombre chromosomique maximum de 33 chez le ♂ et de 32 chez la ♀. Chacune de ces six paires autosomiques pouvant être représentée d'une manière indépendante par 2 **V**, par 1 **V** et 2 **I** ou par 4 **I**, ce sont au total  $3^6 = 729$  types cytologiques distincts qui sont susceptibles d'être observés dans cette race.

Dans l'établissement des caryogrammes (fig. 5), j'ai conservé l'ordre des chromosomes établi antérieurement (MEYLAN, 1964). Pour le type **B**, je n'avais pu examiner alors que des formules dotées au minimum de 20 autosomes et possédant encore deux paires d'éléments en forme de **I**. Les formules caractérisées par 18 autosomes ne présentant que des éléments méta- ou subméta-centriques, la paire issue de la fusion des derniers **I** prend la huitième position dans la sériation et le couple des plus petits **V** est décalé au neuvième rang. Même si entre les figures reproduites, la contraction des éléments n'est pas uniforme, les correspondances notées précédemment apparaissent nettement. Le trivalent sexuel est identique dans les caryotypes des deux races. Parmi les autosomes, plusieurs paires sont comparables tant par la dimension des éléments que par leur morphologie (position du centromère). Ainsi les paires 1 (**A**) et 2 (**B**), 4 (**A**) et 5 (**B**), 6 (**A**) et 6 (**B**), 10 (**A**) et 9 (**B**) peuvent être considérées comme identiques à l'échelle microscopique. Enfin, une semblable correspondance existe vraisemblablement encore entre les couples 9 (**A**) et 8 (**B**), ce qui n'avait pu être noté avant l'examen d'une formule de type **B** dotée de 18 autosomes. Il n'est malheureusement pas possible de savoir si ces homologies sont réelles, c'est-à-dire si les chromosomes jugés identiques ont la même origine et sont porteurs de la même série de gènes ou bien si ce n'est que par hasard que ces éléments possèdent mêmes dimension et morphologie. Il est étonnant que trois de ces paires soient touchées par des phénomènes robertsoniens dans le type **B** alors qu'elles ne se présentent que sous la forme de **V** dans le type **A**.

Lors d'une étude rapide, la très grande différence existant entre les caryotypes **A** et **B** permet souvent de déterminer le type auquel

appartiennent des *S. araneus* même si les figures obtenues ne sont pas d'une qualité exceptionnelle et n'autorisent pas une numération précise. Ainsi par exemple, les deux plus grandes paires autoso-

	X	Y <sub>1</sub> Y <sub>2</sub>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A												
B												

FIG. 5.

Caryogrammes des types **A** et **B**.  $\times 1200$   
Les sériations correspondent aux figures 1 à 4.

miques (1 et 2) sont submétacentriques dans la forme **A** contre une seule de ce type dans la forme **B**, ou encore, la présence d'un couple de petits éléments fortement acrocentriques (8) ne se manifeste que dans le type **A**.

Les données nouvelles sur les deux races chromosomiques de *S. araneus* accumulées au cours du voyage effectué des Alpes au Cap Nord, ainsi qu'un résultat obtenu dans les Pyrénées figurent dans le tableau 1 et sont reportés sur la carte (fig. 6). La variation du nombre autosomique observée dans les populations de race **B** ne reflète pas la variation réelle. Ainsi, un individu doté de 20 autosomes peut être doublement hétérozygote, ce qui indique des modifications structurales portant sur deux couples autosomiques et la présence possible dans la population de sujets ayant de 18 à 22 autosomes. L'analyse détaillée de la variation robertsonienne dans ces localités fera l'objet d'un prochain travail.

TABLEAU 1.

*Caractéristiques chromosomiques des populations de S. araneus étudiées.**n* = nombres d'individus analysés. 2*N* = nombres diploïdes.2*Na* = variations du nombre autosomique observées.

	<i>n</i>	♂♂ 2 <i>N</i>	♀♀ 2 <i>N</i>	2 <i>Na</i>
<i>Populations caractérisées par la formule A</i>				
Col du Portet d'Aspet (Haute-Garonne, France)	4	—	22	
Jalhay (Belgique) . . . .	12	23	22	
Makkinga (Pays-Bas) . .	3	23	22	
<i>Populations caractérisées par la formule B</i>				
Azudange (Moselle, France)	5	25, 26	24	22-23
Oostvoorne (Pays-Bas)	8	25	24	22
Clausthal-Zellerfeld (Allemagne) . . . . .	4	—	26	24
Dannau (Allemagne) . .	1	25	—	22
Bjaerghuse (Danemark) .	7	23	22	20
Gadevang (Danemark) . .	2	21	20	18
Vedasa (Suède) . . . . .	8	21	20	18
Dillnäs (Suède) . . . . .	5	21	20	18
Siikava (Finlande) . . . .	1	25	—	22
Siilinjärvi (Finlande) . .	9	25	22, 23, 24, 25	20-23
Niva (Finlande) . . . . .	6	23, 24	22, 23	20-21
Hirvas (Finlande) . . . .	1	—	24	22
Helle (Norvège) . . . . .	7	21	21	18-19
Geilo (Norvège) . . . . .	7	22, 23	20, 21	18-20
Majavatn (Norvège) . . .	4	26, 27, 28	—	23-25
Olderdalen (Norvège) . .	5	22, 23	22	19-20

Sur la carte de répartition, les signes noirs font état de populations de *S. araneus* de race **A** et les blancs, de race **B**. J'ai indiqué par des cercles les données originales et par des carrés celles provenant des travaux antérieurs. J'ai également indiqué par deux carrés les localités du col de Voza (Haute-Savoie, France) et de Bialowieza (Pologne) où des populations polymorphes de type **B** ont été analysées (FORD, *in litt.*). Les chiffres figurant en regard des localités indiquent la variation autosomique observée dans les populations de type **B**.

Quelques *S. araneus* de Suisse fournissent des éléments nouveaux qui viennent compléter la carte que j'ai publiée en 1964. Il n'a malheureusement pas toujours été possible de préciser les nombres



diploïdes. Un ♂ ( $2N = 23$ ) de type **A** a été piégé à Cheseaux (Vaud), localité voisine de Romanel-sur-Lausanne mentionnée par BOVEY (1949). Je puis ajouter pour la station de La Givrine sur Saint-

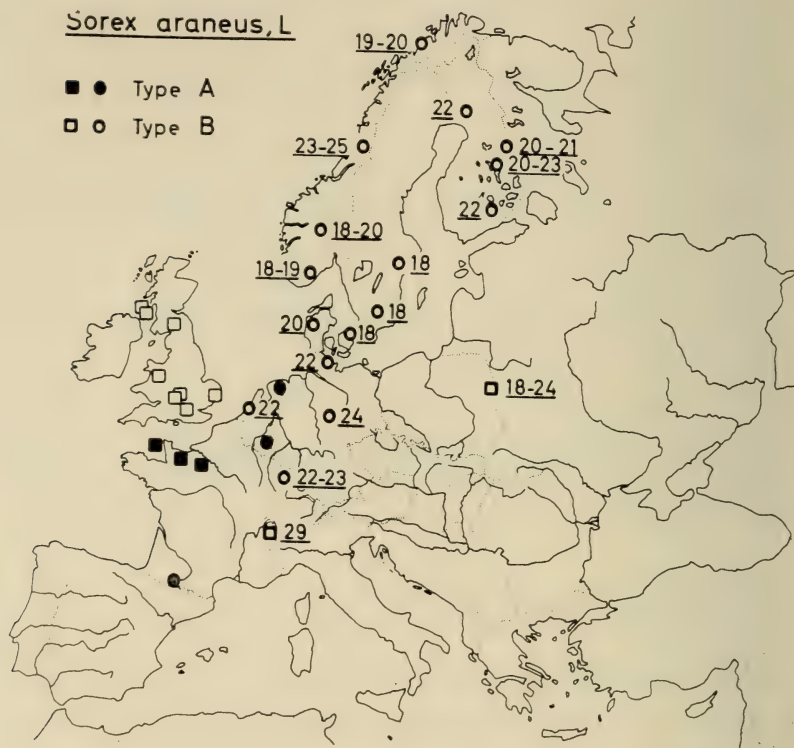


FIG. 6.

Carte de répartition des types **A** et **B** étudiés en Europe (sauf Suisse).  
Explication des signes dans le texte.

Cergue (Vaud) un sujet de type **B** ( $\text{♀ } 2N = 24$ ). A Champéry (val d'Illicz, Valais), j'ai eu à nouveau l'occasion de trapper dans la zone limite, mais alors en dessus du village, où j'ai capturé deux individus de type **A** ( $\text{♂ } 2N = 23$ ,  $\text{♀ } 2N = 22$ ) et un de type **B**. Une population polymorphe de race **B** existe à La Luette sur Euseigne (val d'Hérens, Valais). Les découvertes les plus intéressantes sont les populations de race **B** vivant en plaine à Cudrefin et à Champ-

martin ( $\sigma$   $2N = 23$ ) sur les bords du lac de Neuchâtel (Vaud), à Sion dans la plaine du Rhône (Valais) et à Gudo ( $\varphi$   $2N = 27$ ) dans la plaine de Magadino (Tessin).

Bien que les populations de type **B** ne soient pas étudiées systématiquement dans ce travail, la très large répartition de ces formes permet cependant certaines remarques. Dans toutes les localités où se manifeste un polymorphisme robertsonien, celui-ci ne porte que sur un, deux ou éventuellement trois couples chromosomiques. Une variation du nombre autosomique allant de 18 à 30 n'a jamais été observée dans une même population. Les *S. araneus* de race **B**, caractérisés par un petit nombre de chromosomes, sont de beaucoup les plus fréquents et les individus dotés des plus grands nombres diploïdes n'ont été observés que dans le massif alpin. Signalons que depuis la découverte du polymorphisme chromosomique robertsonien intraspécifique de *S. araneus*, trois autres cas ont été mis en évidence chez les Mammifères (MATTHEY, 1963a, b, c. 1964a, b).

La répartition géographique des races **A** et **B** est des plus intéressantes. Les informations cytologiques réunies jusqu'à maintenant montrent que le type **A** est localisé dans l'ouest de l'Europe continentale et que le type **B** occupe la Grande-Bretagne, la Scandinavie et l'est du continent. Les aires de répartition de ces deux races se recoupent en une large bande à travers le centre de l'Europe, ce qui est le cas pour quelques espèces de petits mammifères. Cette situation, ainsi que la présence de populations polymorphes vivant à basse altitude sur le continent, reposent le problème de l'origine des deux races. S'il est très probable que les deux types dérivent d'une même forme ancestrale comme en témoigne la présence d'un trivalent sexuel identique, leur évolution doit résulter d'une bipartition complète. La différenciation en races **A** et **B** est vraisemblablement due à la division d'une population primitive au cours de la dernière glaciation, mais la variation chromosomique du type **B** est un phénomène secondaire, pas obligatoirement lié à l'isolement de populations. Si la différenciation des races **A** et **B** peut être interprétée comme un cas de spéciation allopatrique, il est possible que le polymorphisme robertsonien du type **B** soit le prélude à une spéciation sympatrique à l'intérieur de cette forme. Une semblable hypothèse évolutive admettant la possibilité d'une spéciation sympatrique a également été formulée par MATTHEY à la suite de la découverte

des autres cas de polymorphisme chromosomique chez les Mammifères (MATTHEY, *passim*, les résultats de cet auteur étant résumés, cf. 1964b).

Aucune correspondance n'avait pu être trouvée entre les deux races chromosomiques **A** et **B** de *S. araneus* et les sous-espèces ou groupes de sous-espèces décrits en Europe (MEYLAN, 1964). Or actuellement, le Dr G. H. W. Stein, directeur du Musée zoologique de Berlin, a entrepris une étude biométrique de *S. araneus*. Après avoir examiné des sujets déterminés cytologiquement, cet éminent mammalogiste m'a annoncé avoir découvert des caractères morphologiques susceptibles de différencier les races **A** et **B**. Si tel est bien le cas, il serait alors possible de donner un statut d'espèce aux deux types cytologiques. L'étude de leur distribution pourrait ainsi être étendue à l'ensemble de l'aire de répartition, non plus uniquement sur la base de critères chromosomiques, mais aussi taxonomiques.

#### CONCLUSIONS

Il existe deux races chromosomiques distinctes de *Sorex araneus* L. Le type **A**, constamment monomorphe, est caractérisé par 23 chromosomes chez le ♂ et par 22 chez la ♀ (fig. 1 et 2), le nombre fondamental étant égal à 42. Le type **B** possède un caryotype différent avec un nombre fondamental de 40 et présente un polymorphisme chromosomique de type robertsonien touchant 6 couples autosomiques (3 à 8). Chez cette forme, les nombres chromosomiques varient de 21 à 33 chez les ♂♂ et de 20 à 32 chez les ♀♀ (fig. 3 et 4). La comparaison des deux caryotypes est fondée sur des sériations (fig. 5).

De nouvelles données sur la répartition de ces deux types sont apportées pour le nord de l'Europe et les Pyrénées (tableau 1 et fig. 6) ainsi que pour la Suisse.

La différence des types **A** et **B** résulte vraisemblablement de la bipartition d'une population ancestrale au cours de la dernière glaciation (spéciation allopatrique). Par contre, le polymorphisme robertsonien du type **B** doit être considéré comme le prélude à une spéciation sympatrique.

La découverte de différences morphologiques permettrait d'élever au rang d'espèce les races **A** et **B**.



## ZUSAMMENFASSUNG

Es gibt zwei Rassen von *Sorex araneus* L., die sich durch ihre Chromosomenformel unterscheiden. Im stets monomorphen Typus **A** haben die ♂♂ 23 und die ♀♀ 22 Chromosomen (Abb. 1 und 2); die Grundzahl ist 42. Im Typus **B** hat man einen anderen Caryotypus; hier ist die Grundzahl gleich 40, und man findet einen Robertsonischen Polymorphismus, der 6 Autosomenpaare (3—8) betrifft. Bei dieser Form schwanken die Chromosomenzahlen der ♂♂ zwischen 21 und 33 und die der ♀♀ zwischen 20 und 32 (Abb. 3 und 4). Beide Caryotypen wurden auf Grund von Messreihen verglichen (Abb. 5).

Neuere Daten über die Verteilung beider Rassen in Nordeuropa, in den Pyrenäen (Tab. 1 und Abb. 6) und in der Schweiz werden angegeben.

Der Unterschied zwischen den Typen **A** und **B** ergibt sich wahrscheinlich aus der Zweiteilung einer Urpopulation während der letzten Eiszeit (allopatrische Artbildung). Dagegen muss der Robertsonische Polymorphismus im Typus **B** als die Vorstufe zu einer sympatrischen Artbildung betrachtet werden.

Die Entdeckung morphologischer Unterschiede würde gestatten, die Rassen **A** und **B** als zwei verschiedene Arten zu bezeichnen.

## SUMMARY

There are two distinct chromosome races in *Sorex araneus* L. the type **A**, constantly monomorph, is characterized by 23 chromosomes in the ♂ and by 22 in the ♀ (fig. 1 and 2), the fundamental number being equal to 42. The type **B** has a different caryotype, the fundamental number being equal to 40, and showing a chromosome Robertsonian polymorphism involving 6 autosome pairs (3 to 8). In this form, the chromosome numbers vary from 21 to 33 in the ♂♂ and from 20 to 32 in the ♀♀ (fig. 3 and 4). The comparison of both caryotypes is based on seriations (fig. 5).

New information on the distribution of these two types is presented for the north of Europe and the Pyrénées (table 1 and fig. 6) and also for Switzerland.

The difference between the type **A** and **B** seems to be the result of the bipartition of an ancestral population during the last glacia-



tion (allopatric speciation). On the other hand, the Robertsonian polymorphism of the type **B** should be considered as the prelude to a sympatric speciation.

The discovery of morphological differences would allow to raise the races **A** and **B** to specific rank.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores*. Rev. suisse Zool. 56: 371-460.
- FORD, C. E. and J. L. HAMERTON. 1958. *A system of chromosomal polymorphism in the common shrew (Sorex araneus L.)*. XV Int. Congr. Zool. Sect. II, Paper 32.
- J. L. HAMERTON and G. B. SHARMAN. 1957. *Chromosome polymorphism in the common shrew*. Nat. 180: 392-393.
- FORD, P. J. and C. F. GRAHAM. 1964. *The chromosome number in the common shrew, Sorex araneus L.* The Mammal Society of the British Isles. Bulletin 22: 10-11.
- MATTHEY, R. 1963a. *Un cas nouveau de polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère (Leggada minutoïdes Smith. Rodentia-Muridae)*. Experientia 19: 145.
- 1963b. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère Leggada minutoïdes Smith (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 70: 173-190.
- 1963c. *Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes bufo-triton et munitoïdes (Mammalia-Rodentia)*. Cytogenetics 2: 290-322.
- 1964a. *La signification des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation. Etude cytogénétique du sous-genre Leggada Gray (Mammalia-Muridae)*. Arch. Biol. 75: 169-206.
- 1964b. *Evolution chromosomique et spéciation chez les Mus du sous-genre Leggada Gray 1837*. Experientia 20: 657.
- et A. MEYLAN. 1961. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora)*. Etude de deux portées de cinq et neuf petits. Rev. suisse Zool. 68: 223-227.
- MEYLAN, A. 1960. *Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora)*. (Note préliminaire). Rev. suisse Zool. 67: 258-261.
- 1964. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora)*. Rev. suisse Zool. 71: 903-983.
- SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew*. Nat. 177: 941-942.

Nº 29. **F. Müller**, Freiburg. — Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den *Crocodylia*. (Mit einer Textabbildung.)

Zoologisch-vergl.-anatomisches Institut der Universität Freiburg.

Im Zusammenhang mit dem Studium der Ontogenese des Krokodilgaumens habe ich die morphogenetischen Beziehungen zwischen Nasenraum und Mundhöhle untersucht. Diesen Beziehungen sind 1902 VOELTZKOW und 1907 FUCHS nachgegangen, konnten sie jedoch nur unvollständig klären, teils wegen der Beschränkung auf die makroskopische Methode, teils des lückenhaften Materials wegen.

Der sekundäre Gaumen der *Tetrapoda* ist phylogenetisch betrachtet eine ventral vom primären Mundhöhlendach gelegene sekundäre Dachbildung. Ihre Genese bedingt die Entstehung eines Ductus nasopharyngeus. Eine dieser Definition entsprechende Bildung von Gaumendach und Nasenrachengang ist bekanntlich bei den Krokodilen voll entwickelt. An einem umfangreichen Material versuchte ich, die noch bestehenden Lücken unserer Einsichten über die Bildung dieser kennzeichnenden Strukturen des Krokodilschädels nach Möglichkeit auszufüllen.

Den Nasenrachengang, die Choanen und den Gaumen betreffend ist festzustellen:

1. Die Choanen erleiden auf fortgeschrittenen Stadien eine deutliche Verlagerung nach hinten und gelangen auf diese Weise bei den rezenten Crocodiliden in den Bereich der Pterygoidea. Dieser ontogenetische Verlagerungsprozess findet in der Phylogenese seine Parallele. Er entspricht einem generellen evolutiven Trend, der in der Unterscheidung von Mesosuchia und Eusuchia als Subklassen der *Crocodylia* eines der wichtigsten Kriterien darstellt. Aus diesem Sachverhalt wäre zu erwarten, dass ihre Phylogenese von Anfang an in einer schrittweisen Rückwärtsverlagerung der Choanen aus dem Bereich der ursprünglichen Öffnung bestünde. Dieser Rückwärtsverlagerung liefe die Entstehung des D.n.ph. in orocaudaler Richtung parallel.

Dem gegenüber ist festzustellen:

2. dass der D.n.ph. anlagemässig aus zwei anfänglich getrennten Teilen besteht, dem

Ductus nasopharyngeus anterior und dem

Ductus nasopharyngeus posterior.

Der D.n.ph. anterior wird paarig angelegt und ist auf einem Stadium von 7,8 mm Kopflänge bereits in Bildung begriffen. Er entwickelt sich aus einer craniocaudal fortschreitenden Anlage.

Der D.n.ph. posterior entsteht aus einem caudorostral sich entwickelnden praesumptiven Raum. Der Abstand zwischen craniocaudal und caudorostraler Anlage wird rasch verkürzt, bis die beiden miteinander verschmelzen.

Die Bildung des D.n.ph. erfolgt also nicht in durchgehend oro-caudaler Richtung.

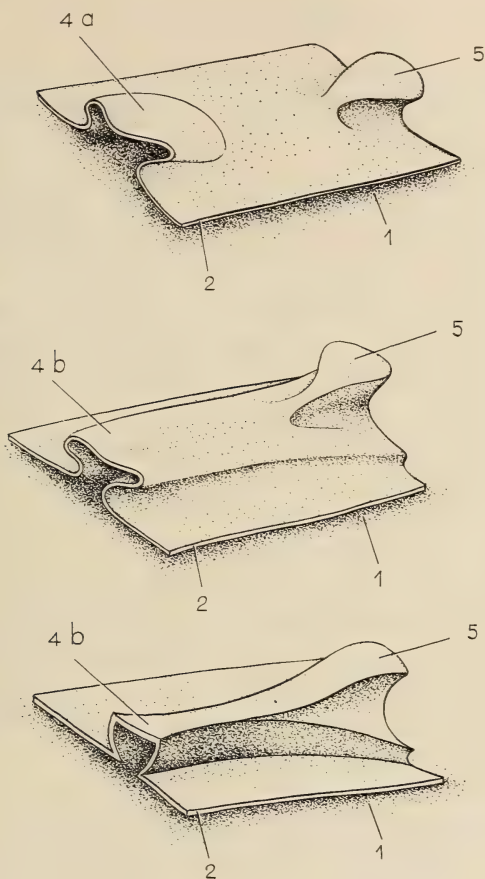
3. Entgegen den Angaben von VOELTZKOW und FUCHS entsteht der D.n.ph. nicht durch Unterteilung einer primären Mundhöhle, wodurch gleichzeitig die sekundäre Mundhöhle abgegrenzt würde. Das epitheliale sekundäre Gaumendach ist in situ vorhanden, bevor die erwähnten Anlagen des D.n.ph. entstehen.

4. Diese Anlagen bilden sich durch Einsenkung in dorsaler Richtung im epithelialen Gaumendach. Die horizontalen Falten, durch welche der D.n.ph. in der Folge abgeschnürt wird, täuschen die erwähnte Teilung der primären Mundhöhle vor.

5. Der D.n.ph. entspricht also nicht einem Teil einer primären Mundhöhle, die als solche bei rezenten Crocodiliden überhaupt nicht mehr angelegt wird. Seine epitheliale Anlage ist einem Teil der epithelialen Anlage des sekundären Mundhöhlendaches homolog.

6. Erst später bildet sich über dem epithelialen Gaumendach der knöcherne sekundäre Gaumen, an dessen Bildung Maxillare, Pterygoid, Palatinum und Praemaxillare beteiligt sind.

7. Der choanennahe liegende Abschnitt des Ductus n.ph. posterior ist, weil eben erst durch Verwachsung aus der Mundhöhle abgeschnürt, unpaar. Er wird später dadurch paarig, dass das



*Schematische Darstellung des praesumptiven Ductusraumes*  
(Zch n. Rekonstruktionen).

Oben: *Crocodylus cataphractus* Cuv. (7,8 mm Kopflänge), praesumptiver Raum für den Ductus n.ph. anterior.

Mitte: *Crocodylus porosus* Schneid. (8 mm Kopflänge), praesumptiver Raum für den Ductus n.ph. posterior (unmittelbar an den nicht dargestellten paarigen Ductus n.ph. anterior anschliessend).

Unten: *Crocodylus cataphractus* Cuv. (10,8 mm Kopflänge), praesumptiver Ductusraum unmittelbar caudal der tertiären Choane.

1: Mundhöhle; 2: Epithel des sekundären Gaumens; 4a: Praesumptiver Raum für den Ductus anterior; 4b: Praesumptiver Raum für den Ductus posterior; 5: Pharynxdach.



Bodenepithel in Form einer Leiste zum Ductusdach wächst und mit dem Dachepithel verschmilzt.

Bei älteren Embryonen wachsen sich sowohl vom Ductusboden wie vom Ductusdach je eine Epithelleiste entgegen, um durch Verwachsen den Ductus zu unterteilen.

Diese Unterteilung des D.n.ph. posterior erfolgt von rostral nach caudal und zwar so, dass bei *Crocodylus* auch im Schädel des adulten Tieres der letzte Ductusabschnitt unpaar bleibt.

8. Der D.n.ph. anterior entsteht nicht in der soeben beschriebenen Weise aus einem zuerst unpaaren Ductus, sondern wird von Anfang an paarig angelegt. Vom Munddach über dem praesumptiven Raum wächst nahe der Medianen beidseitig eine Leiste nach ventral. Deren Epithel verschmilzt mit dem Epithel des Gaumenblattes des Maxillare, womit der paarige D.n.ph. anterior abgeschnürt wird. Da dieser direkt in die Mundhöhle mündet, sind infolgedessen auf diesem Entwicklungsstadium vorübergehend paarige tertiäre Choanen vorhanden. Der in seinem letzten Abschnitt unpaare D.n.ph. posterior steht durch die tertiäre Choane mit der Mundhöhle resp. mit dem Pharynx in Verbindung. Primäre Choanen sind bei den rezenten Crocodiliden auch in der Ontogenese nicht nachweisbar. Die direkten Mündungen der Nasen- in die Mundhöhle sind als sekundäre Choanen zu bezeichnen.

9. Während im Bereich der Maxillaria der Nasenrachengang von der Mundhöhle in der oben beschriebenen Weise abgeschnürt wird, wird der praesumptive Raum in der Region der Pterygoidea durch das Verwachsen von zwei Weichteilfalten und der Knochenanlagen der Pterygoidea schrittweise in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerlegt. Der Ductus posterior geht in diesem Bereich durch Abschnürung aus der oberen Etage hervor. Da die dorsalen Weichteilfalten rascher verwachsen als die ventralen, erfolgt im gleichen Bereich zuerst die Verschmelzung der dorsalen und erst hernach die Verwachsung der ventralen Falten. Infolgedessen rückt die tertiäre Choane in den Bereich der Pterygoidea. Auch entstehen zwei Räume: ein Cavum dorsale, d.h. der D.n.ph. posterior, und ein Cavum ventrale. In rostraler Richtung obliteriert das Cavum ventrale, so dass bei schlüpfreifen Tieren die untere Etage beinahe verschwunden ist.

## ZUSAMMENFASSUNG

Es wird die Ontogenese des Ductus nasopharyngeus als eines von der sekundären Mundhöhle abgegliederten Teiles beschrieben. Sein praesumptiver Raum entsteht später als die Mundhöhle durch Einsenkung im epithelialen Gaumendach, also in Verbindung mit ihr. Die Entwicklung erfolgt nicht in durchgehend caudaler Richtung, sondern geht von einer craniocaudalen und einer caudo-rostralen Anlage aus. Das Munddach ist von Anfang an ein sekundäres. Es bestehen deshalb keine primären Choanen, sondern nur paarige sekundäre. Die Mündung des Ductus nasopharyngeus in die Mundhöhle ist als tertiäre Choane zu bezeichnen. Sie ist auf frühen Stadien paarig; bei Embryonen ab 8 mm Kopflänge besteht bei *Crocodylus* eine unpaare tertiäre Choane, welche in orocaudaler Richtung in die Region der Pterygoidea verschoben wird.

## RÉSUMÉ

Il s'agit de l'ontogenèse du canal nasopharyngien qui fait partie de la cavité buccale secondaire. Son espace présumé se forme après celui de cette cavité par un effondrement de son plafond épithélial; donc il communique avec elle. Son développement ne se réalise pas en direction strictement caudale, mais débute à la fois par une ébauche rostrale et une ébauche caudale. Le plafond de la cavité buccale est donc secondaire dès le début. C'est pourquoi il n'existe pas de choanes primaires. La communication entre la cavité nasale et la cavité buccale doit être considérée comme choane secondaire, la communication entre le canal nasopharyngien et la cavité buccale comme choane tertiaire. Chez les embryons de *Crocodylus* dont la tête dépasse 8 mm de long, une choane impaire tertiaire se trouve reportée en arrière dans la région des ptérygoïdes.

## SUMMARY

The ontogenesis of the nasopharyngeal duct is described as part of the secondary mouth cavity. Its presumptive space is formed later than the cavity by the sinking of the epithelial palate, therefore in connection with that cavity. The development does not follow straightway in caudal direction, but begins with a rostral

and a caudal disposition. The roof of the mouth is secondary from the beginning. So there are no primary choanae, but only paired secondary and in earlier stages paired tertiary choanae. With embryos of *Crocodylus* with an 8 mm long head there is an unpaired tertiary choana which is displaced in orocaudal direction into the region of the pterygoids.

#### WICHTIGSTE LITERATUR

- BERTAÜ, M. 1935. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Krokodile*. Zeitschr. f. Anat. u. Entw.geschichte. Bd. 104, Berlin.
- FUCHS, H. 1907. *Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildung bei den Wirbeltieren*. Zeitschr. f. Morphol. u. Anat. Bd. 11, Stuttgart.
- MEEK, A. 1911. *On the morphogenesis of the head of the crocodile*. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XLV, London.
- SHINO, K. 1914. *Das Chondrocranium von Crocod. porosus*. Anatom. Hefte. Bd. 50, Wiesbaden.
- VOELTZKOW, A. 1902. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien*. Abhandlungen d. Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch., Frankfurt a.M.

#### N° 30. G. Ortolani et F. Vanderhaeghe. — L'activation de l'œuf de *Xenopus laevis laevis*.

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

#### INTRODUCTION

Chez les Amphibiens, comme chez d'autres Vertébrés, l'œuf est pondu après la première division de maturation et l'émission du premier globule polaire. Le noyau reste ensuite en métaphase jusqu'au moment où l'œuf est fécondé ou activé artificiellement; c'est alors seulement que le second globule polaire est expulsé et que le développement de l'embryon devient possible.

L'activation artificielle de l'œuf chez les Amphibiens peut s'opérer de diverses manières. La plus connue est celle de BATAILON [1, 2] qui consiste à piquer l'œuf avec une aiguille très fine;

mais le choc thermique [3] ou la décharge électrique [4] peuvent être utilisés très efficacement aussi.

Dans les expériences de transplantation nucléaire chez *Rana pipiens* [5], chez *Pleurodeles Waltlii* [6] ou chez l'Axolotl [4], l'injection du noyau est toujours précédée de l'activation artificielle de l'œuf et de son énucléation. Chez *Xenopus laevis* [7], par contre, celle-ci n'est pas nécessaire. En fait, l'activation est généralement spontanée et se produit dans les cinq à dix minutes qui suivent la ponte.

L'objet de cette note est l'étude de cette activation spontanée de l'œuf de *Xenopus laevis* et des manifestations qui l'accompagnent, dans le but particulier de mieux estimer les causes des échecs du développement de l'œuf transplanté.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont porté sur des pontes spontanées et des pontes provoquées par l'injection d'hormone gonadotrope (50 à 400 UI de Gonadotropine chorionique de Ciba) de *Xenopus laevis laevis* (Daudin). Les pontes spontanées sont en fait assez rares chez ces animaux en captivité. Sur quinze crapauds isolés pendant deux à cinq semaines, trois pontes spontanées seulement ont été dénombrées. Elles se produisent d'ailleurs aussitôt après l'isolement des femelles qui, dans le laboratoire, vivent habituellement par groupes de vingt dans un aquarium. Les phénomènes qui accompagnent l'activation de l'œuf ont été observés *in vivo* et sur des œufs fixés au Zenker à différents moments après la ponte.

La fixation au Zenker dure deux heures et est suivie d'un lavage à l'eau courante pendant vingt-quatre heures. La déshydratation s'opère dans des mélanges eau-éthanol-butanol normal, avant l'inclusion dans une paraffine à point de fusion de 52° C.

Les coupes de 10  $\mu$  ont été colorées soit à l'Hémalun de Mayer pendant huit minutes et postcoloration à l'éosine, soit au Feulgen pendant une heure et demie, après une hydrolyse de huit minutes par l'HCl N à 60° C, soit par le mélange d'Unna [8] pendant vingt minutes avec une différenciation dans l'alcool 96° de cinq minutes. Ces trois méthodes mettent bien en évidence le noyau en division, mais seul l'Hémalun de Mayer colore bien le noyau interphasique. L'Unna sert surtout à révéler la basophilie cytoplasmique.



## RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

L'œuf vierge qui vient d'être pondu, présente un pôle animal pigmenté et un pôle végétal blanc-grisâtre avec une zone sous-équatoriale plus blanche. Si l'œuf est mûr, c'est-à-dire si sa vésicule germinale s'est rompue, le pôle animal présente une zone dépigmentée en son centre: la tache polaire (fig. 1A). C'est dans celle-ci que deux à dix minutes après la ponte apparaît une petite plage translucide (fig. 1B) qui correspond, comme le montrent les préparations histologiques des œufs fixés à ce stade, à l'affleurement du fuseau de la deuxième division de maturation. La présence dans ces préparations d'un globule polaire, retenu dans une fossette entre le cortex et la membrane vitelline à proximité d'un noyau en métaphase (fig. 2) indique qu'il s'agit de la deuxième division de maturation. Le fuseau est dépourvu d'asters et les chromosomes sont réunis en une plaque équatoriale.

Entre cinq et dix minutes après la ponte, l'œuf non fécondé et non activé artificiellement s'oriente, son pôle animal vers le haut; il subit en même temps une contraction. Ceci correspond évidemment à l'activation de l'œuf, puisqu'un espace périvitellin apparaît à ce moment. La contraction de l'œuf se caractérise par un mouvement cortical qui a comme effet de concentrer le pigment au pôle animal. En même temps, la tache polaire se rétrécit (fig. 1B). La contraction dure dix à vingt minutes selon les pontes; ensuite, l'œuf se décontracte et le pigment regagne l'équateur.

L'émission du second globule polaire se produit généralement vers la fin de la contraction, parfois pendant la décontraction de l'œuf (fig. 1C). Les préparations histologiques des œufs contractés montrent régulièrement les différents stades de la diacinèse.

Une heure et demie à deux heures après la contraction, l'œuf amorce une série de faux-clivages (fig. 1D). Ceux-ci sont parfois très réguliers mais n'intéressent que la zone corticale de l'œuf. Les coupes histologiques montrent qu'il n'y a en fait pas d'asters, ce qui explique que le sillon reste superficiel. Les chromosomes, probablement en nombre supérieur au nombre haploïde, restent groupés au sein d'un amas de fibres comparables à celles d'un fuseau. Des plages dépourvues de plaquettes vitellines et remplies de fibres sont visibles dans différentes régions de l'œuf, indiquant, semble-t-il,

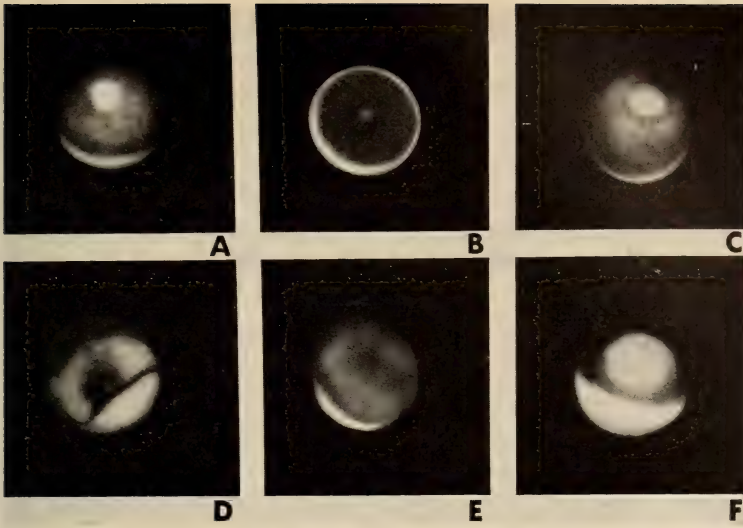


FIG. 1.

- A) Œuf mûr quelques secondes après la ponte: la tache polaire est visible au centre du pôle animal pigmenté.
- B) Œuf contracté dix minutes après la ponte: au milieu de la tache polaire, rétrécie, la plage translucide du fuseau de maturation.
- C) Œuf décontracté trente minutes après la ponte: au centre de la tache polaire le globule polaire déjà émis.
- D) Faux clivage, deux heures après la ponte.
- E) Œuf immature: pôle animal sans tache polaire.
- F) Même œuf trois heures après la ponte: la vésicule germinale fait hernie à la surface.

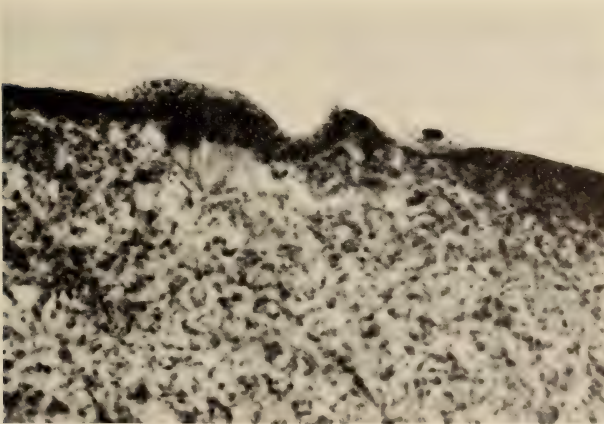


FIG. 2.

Œuf fixé au début de la contraction, montrant le premier globule polaire et le noyau en métaphase.  
Coloration à l'Hemalun de Mayer-éosine. Coupe 11  $\mu$  — 700  $\times$ .

qu'il y a eu plusieurs fuseaux abortifs. Trois ou quatre heures après la ponte, l'œuf non fécondé se cytolyse.

Les phénomènes décrits jusqu'ici caractérisent aussi bien les pontes spontanées que les pontes provoquées par l'injection de différentes doses d'hormones gonadotropes (50-200-400 UI). Cependant, ceux-ci ne se manifestent pas toujours dans toutes les pontes ni dans tous les œufs d'une même ponte.

Il arrive que des œufs d'apparence normale, ayant une tache polaire, ne se contractent pas et gardent leur fuseau jusqu'à la cytolyse sans produire de globule polaire, ni subir de faux clivages. De tels œufs peuvent être activés artificiellement au moyen d'une piqûre ou par un choc froid; par contre, l'irradiation ultraviolette ou une augmentation de la teneur en Ca du milieu sont sans effet. Plus rarement, des œufs, aussitôt après la ponte, montrent encore le premier globule polaire au milieu de la tache polaire; quelques minutes ou même une heure après, ils émettent le second globule. De tels œufs sont incapables de se contracter: leur cytoplasme n'a probablement pas subi l'indispensable préparation à l'activation décrite par DETTLAFF et al. [9] alors que leur noyau poursuivait son évolution normale.

Lorsque les œufs ne présentent pas de tache polaire (fig. 1E) au moment de la ponte, leur vésicule germinale est intacte; ils sont incapables de se contracter après piqûre ou de se développer après l'injection d'un noyau de blastula. Ceci concorde avec ce qui a été observé par DETTLAF et al. [9] chez *Bufo bufo asiaticus* et *Bufo viridis*. Environ trois heures après la ponte, la vésicule germinale apparaît à la surface de l'œuf où elle fait hernie (fig. 1F). Des œufs sans tache polaire sont parfois capables de se contracter sans qu'aucun globule polaire soit expulsé: ce phénomène observé aussi chez l'Axolotl par SIGNORET, BRIGGS et HUMPHREY [4] est interprété par ces auteurs comme une activation incomplète de l'œuf.

En conclusion, il faut admettre, comme GURDON [10] l'avait suggéré, que la contraction du pigment qui se produit dans les œufs de *Xenopus laevis* correspond à l'activation et que celle-ci se produit spontanément dans la plupart des cas. La présence de la tache polaire et la contraction du pigment sont certainement les meilleurs critères de la capacité de développement d'un œuf puisqu'ils indiquent non seulement que la vésicule germinale s'est rompue et



que le noyau a subi son évolution, mais aussi que le cytoplasme est capable de se diviser.

Il apparaît aussi que le moment où l'œuf se contracte est le plus favorable pour l'énucléation de celui-ci par irradiation ultraviolette. C'est, en effet, à ce moment-là que le noyau affleure au pôle animal, prêt à émettre le second globule polaire.

### RÉSUMÉ

L'œuf non fécondé de *Xenopus laevis* est activé spontanément quelques minutes après la ponte. Cette activation s'accompagne d'une contraction de l'œuf et de l'émission du deuxième globule polaire. L'œuf activé subit, une heure et demie à deux heures après l'activation (à 22° C), une série de clivages abortifs.

Les causes de l'activation spontanée des œufs n'ont pu être déterminées, bien que l'on ait pu exclure celle d'une influence de l'injection directe d'hormones gonadotropes dans l'animal. Une analyse cytologique des différents stades de l'activation a été effectuée.

### SUMMARY

The unfertilized egg of *Xenopus laevis* is spontaneously activated several minutes after being laid. This activation is accompanied by a contraction of the egg and the emission of the second polar body. One and a half hours after activation (at 22° C.), the activated egg undergoes a series of abortive cleavages.

The causes of spontaneous activation of eggs could not be determined, although we could exclude the influence of direct injection of gonadotrophic hormones in to the animal. A cytological analysis of different stages of activation was made.

### REMERCIEMENTS

Nous remercions le professeur M. Fischberg, directeur de la Station de Zoologie expérimentale, pour son hospitalité et M<sup>lle</sup> G. Lasterie pour son aide technique très précieuse.

Ce travail a été effectué grâce à l'obtention d'une bourse NATO du Consiglio Nazionale delle Ricerche par l'une de nous (G. O.) et à un subside du Fonds national de la Recherche scientifique suisse.



## BIBLIOGRAPHIE

- BATAILLON, E. 1910. *L'embryogenèse provoquée chez les Amphibiens par piqûre de l'œuf vierge, larves parthénogénétiques de Rana fusca*. C. R. Acad. Sci. 150: 996.
2. — 1919. *Analyse de l'activation par la technique des œufs et la polyspermie expérimentale chez les Batraciens*. Ann. Sci. Nat. Zool. 3: 1.
3. SIGNORET, J. et J. FAGNIER. 1962. *Activation expérimentale de l'œuf de Pleurodèle*. C. R. Acad. Sci. 254: 4079.
4. SIGNORET, J., R. BRIGGS and R. R. HUMPHREY. 1962. *Nuclear transplantation in the Axolotl*. Dev. Biol. 4: 134.
5. BRIGGS, R. and T. J. KING. 1953. *Factors affecting the transplantability of nuclei of frog embryonic cells*. J. exper. Zool. 122: 485.
6. SIGNORET, J. et B. PICHERAL. 1962. *Transplantation des noyaux chez Pleurodèles Walitii Michah*. C. R. Acad. Sci. 254: 1150.
7. ELSDALE, T. A., J. B. GURDON and M. FISCHBERG. 1960. *A description of the technique for nuclear transplantation in Xenopus laevis*. J. Embryol. exp. Morph. 8: 437.
8. BRACHET, J. 1940. *La détection histochimique des acides pentose-nucléiques*. Compt. Rend. Soc. Biol. 133: 88.
9. DETTLAFF, T. A., L. A. NIKITA and O. G. STROEVA. 1964. *The rôle of the germinal vesicle in oöcyte maturation in anurans as revealed by the removal and transplantation of nuclei*. J. Embryol. exp. Morph. 12: 851.
10. GURDON, J. B. 1960. *Factors responsible for the abnormal development of embryos obtained by nuclear transplantation in Xenopus laevis*. J. Embryol. exp. Morph. 8: 327.

N<sup>o</sup> 31. **A. Portmann**, Basel. — Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.

Zoologische Anstalt der Universität, Basel.

Unter den Fragen, welche die Stammesgeschichte der Säugetiere uns aufgibt, ist die nach der Entstehung ihrer besonderen Ontogenese nicht die geringste. Die paläontologischen Dokumente helfen uns wenig; umso wichtiger wird die vergleichend morphologische Untersuchung. Einen Beitrag zu einer Antwort möchte die nach-

folgende Prüfung der Tragzeitverhältnisse als Ergänzung früherer Studien leisten (PORTMANN, 1962).

Suchen wir nach den Erscheinungen unter den heute noch lebenden Säugetieren, denen in Hinblick auf unsere Frage eine grössere Bedeutung zukommt, so finden wir als erstes die Tatsache, dass alle archaischen Gruppen ohne Ausnahme im Vergleich zu den evoluierten Formen eine relativ kurze Embryonalperiode aufweisen, als extreme Nesthocker mit verschlossenen Sinnesorganen zur Welt kommen und bis zum Öffnen der Augenlider noch eine beträchtliche postembryonale Zeit benötigen.

Die zweite Gewissheit bezieht sich auf die besonders hoch cerebralisierten Gruppen, von denen sowohl die eigentlichen Primaten (von den Tupajiden abgesehen), alle Ungulaten, sämtliche Pinnipedia und Cetaceen sehr lange Tragzeiten und sehr weit entwickelte Nestflüchter aufweisen. Dass auf diesen extremen Nestflüchtertypus morphologisch auch die höchsten Primatenformen, insbesondere der Mensch, zurückzuführen sind, sei hier nur nebenbei erwähnt. Unsere Hauptfrage gilt für diesmal den archaischen Zuständen.

Wir wenden uns zunächst der Frage zu, was als kurze oder lange Tragzeit zu bezeichnen sei. Die Schwierigkeit begegnet uns sofort, wenn wir feststellen, dass bei Tragzeiten, die nicht über 45 Tage gehen, sowohl extreme Nesthocker- wie auch extreme Nestflüchterausbildungen möglich sind (Tab. 1). Die Möglichkeit, dass die Tragzeit durch Perioden des Entwicklungsstillstandes, also durch eine sogenannte «Schalttragzeit» verlängert wird, beschäftigt uns jetzt nicht: Wir prüfen Ontogenesen, die in konsequentem Entwicklungsgang zur Geburt führen. Gleich lange Tragzeit bedeutet offenbar sehr Verschiedenes. Wir sind dieser Frage durch Untersuchungen an Nagetieren nachgegangen, die R. MARTIN (1962) durchgeführt hat, von denen ich einige Ergebnisse herausgreife. Zunächst die bereits bekannte Tatsache, dass die frühesten Entwicklungsphasen bis zur Implantation des Eies, ungefähr bis zum 6. Tag für die verschiedensten Eutherien weitgehend gleichartig ablaufen. Die entscheidenden Unterschiede setzen nachher ein. MARTIN hat durch die Prüfung von 96 morphologischen Merkmalen, die sich relativ genau zeitlich bestimmen lassen, einen Vergleich der Ontogenese von Ratte und Meerschweinchen durchgeführt, von denen die erstere Form mit 22 Tagen, die zweite mit 68 Tagen zur Welt kommt — die Ratte wie bekannt als Nesthocker, das Meer-

schweinchen als einer der extremsten Nestflüchterttypen. Der erwähnte Vergleich gibt einen mittleren Entwicklungsfaktor von 2,03, was eine grobe Berechnung mit dem Wert 2 erlaubt. Zwei *Cavia*-Tage entsprechen annähernd einem Ratten-Tag in Hinblick auf das Entwicklungsgeschehen. Ganz besonders drastische Ergebnisse zeigt die Untersuchung der Myelinisierung im verlängerten Mark, die der Augen- und Ohrenentwicklung sowie die der Mitosenaktivität in der Matrix des Neocortex. Für die feineren Nuancen muss ich auf die Arbeit von MARTIN verweisen.

TAB. 1.

	Embryonalzeit	Geburtszustand
<i>Macropus</i> . .	35/40 T.	Nesthocker
<i>Acomys</i> . . .	36/37 T.	Nestflüchter
<i>Tupaia</i> . . .	43/45 T.	Nesthocker
<i>Lepus</i> . . . .	42 T.	Nestflüchter

Dieser Vergleich der beiden Entwicklungsgänge zeigt, dass um den 38. Tag der *Cavia*-Entwicklung der Embryo des Meerschweinchens einen Zustand erreicht, welcher für diesen Entwicklungsgang die Geburtsreife des Nesthockertypus repräsentiert. In dieser frühen Zeit beobachtet man bei *Cavia*-Embryonen das «KopfpPENDeln», das für das Suchen nach der mütterlichen Zitze bei Nesthockern bezeichnend ist (CARMICHAEL, 1934). Die intrauterine Ausformung von *Cavia* schreitet über diesen Zustand hinaus noch 30 Tage lang weiter. Ich habe bei früheren Gelegenheiten auf die grosse stammesgeschichtliche Bedeutung dieses Durchschreitens der Geburtsphase eines Nesthockers für das Verständnis der Stammesgeschichte von Nestflüchtern hingewiesen.

Indessen ist mit dem Nachweis des Entwicklungsfaktors 2 das Problem, das uns beschäftigt, nicht gelöst. Wie muss dieser Entwicklungskontrast beurteilt werden? Wo finden wir die Norm, an der die gefundenen Werte gemessen und auf Beschleunigung resp. Verzögerung hin beurteilt werden können? Für eine solche Fra-



gestaltung dürfen wir nur Eutherien vergleichen, weil die ganze Ontogenese der Marsupialia und der Monotremen so abweichend verläuft, dass ein Vergleich sich nur mit grösster Vorsicht durchführen lässt.

TAB. 2.

	Archaische Entwicklungszeiten	
	Tragzeit	Augenöffnen
<b>INSECTIVORA</b>		
<i>Erinaceus</i> . . . . .	34/35 T.	14/18 T.
<i>Talpa</i> . . . . .	30/40 T.	—
<i>Crocidura</i> . . . . .	31 T.	11 T.
<b>PRAEPRIMATES</b>		
<i>Tupaia</i> . . . . .	43/45 T.	15 T.
<b>LAGOMORPHA</b>		
<i>Oryctolagus</i> . . . . .	30 T.	10 T.
<b>SCIURIDAE</b>		
<i>Sciurus</i> . . . . .	32/40 T.	30 T.
<i>Marmota</i> . . . . .	35/42 T.	20/25 T.
<i>Citellus</i> . . . . .	28/32 T.	27 T.
<b>CARNIVORA</b>		
<i>Mustela vulg.</i> . . . . .	36 T.	25 T.
<i>Putorius put.</i> . . . . .	41 T.	31 T.

Eine Norm für die Beurteilung der Verhältnisse bei *Cavia* und *Rattus* kann gewonnen werden, wenn wir die Tragzeitverhältnisse bei sämtlichen archaischen Gruppen überprüfen (Tab. 2). Der Überblick zeigt, dass eine beträchtliche Zahl von Gruppen mit sicher archaischem Gepräge zu finden ist, deren Tragzeit zwischen 28 und 45 Tagen liegt, und dass sowohl Insectivoren wie Primaten (wenn wir *Tupaia* hier einfügen), Lagomorphe und eigentliche Nagetiere, sowohl wie mustelidenartige Raubtiere ein gemeinsames Bild ergeben. In diesen Ontogenesen beansprucht das Öffnen der Augen noch immer im Minimum 10, im Maximum 37 Tage nach der Geburt. Es steht also keine dieser Formen einem Nestflüchterzustand sehr nahe.

Daraus ergibt sich eine erste allgemeinste Interpretation der vorhin erwähnten Befunde bei Nagern: Es unterliegt keinem Zwei-



fel, dass der Entwicklungsgang der Ratte gegenüber der archaischen Norm als beschleunigt bezeichnet werden muss. Es fragt sich, wie die Situation von *Cavia* beurteilt werden soll. R. MARTIN hat in seinen Erwägungen einige der von uns aufgeführten Gruppen (z.B. Sciuriden) ausgeschlossen. Er wählt als archaische Norm eine Tragzeit von 30 Tagen und beurteilt von dieser Basis aus die Entwicklung von *Rattus* als beschleunigt, diejenige von *Cavia* aber als im gleichen Verhältnis verzögert. Die Geburtszeit nach 22 Tagen und die theoretische Nesthockergeburt von *Cavia* liegen symmetrisch zu der von Martin gewählten archaischen Norm. Wir sind uns darüber klar, wie gross der Ermessensbereich in diesem Falle bleiben wird. Ich möchte daher die Frage offenlassen, ob der errechnete Geburtswert von 38 Tagen für *Cavia* nicht ebenso gut innerhalb der eigentlichen archaischen Norm liegt, die ja von etwa 28 bis ca. 45 Tagen reicht. Wesentlicher erscheint mir aber das andere Ergebnis, die Beschleunigung des Entwicklungsganges der Ratte. Dass eine solche Beschleunigung auch bei anderen archaischen Gruppen eingetreten ist, erscheint mir im höchsten Grade wahrscheinlich. Die Geburt ist bei vielen Muriden vorverlegt, beim Goldhamster (*Mesocricetus*) bis zum 16./17. Tag; ähnliches gilt für andere Nagergruppen (Tab. 3; weitere Zahlen bei DIETERLEN, 1963, sowie bei BENAZZI, 1933). In diesem Zusammenhang darf die niedrigste Geburtszeit für Beuteltiere doch wenigstens angemerkt werden: 12 bis 13 Tage für *Didelphys*.

TAB. 3.

*Vorverlegte Geburt (gegenüber Norm).*

<i>RODENTIA:</i>	
Viele Muriden . . .	bis 20 T.
<i>Mesocricetus</i> . . .	16/17 T.
<i>Clethrionomys</i> . . .	17/21 T.
<i>Microtus</i> . . . . .	20/21 T.
<i>EU-INSECTIVORA:</i>	
<i>Sorex</i> . . . . .	20 T.
<i>Blarina</i> . . . . .	17/20 T.

Im Zusammenhang mit der Entwicklungsbeschleunigung, welche viele — nicht alle — Muriden auszeichnet, darf auf die bereits

bekannte, aber noch immer zu wenig beachtete Tatsache hingewiesen werden, dass der Plazentationstypus bei diesen Formen (MOSSMAN, 1937) einen besonders hohen Grad des Abbaus der Verbindungen zwischen mütterlichem und fötalem Blut verwirklicht. Die hämo-choriale Plazenta wird in den letzten Tagen der Tragzeit zur hämo-endothelialen, indem der Trophoblast sich zurückbildet und die Gefässe des Keimes direkt in den mütterlichen Bluträumen baden.

Die Vorverlegung der Geburt führt zu einem Ausmass der Unfertigkeit, das vielleicht zur Zeit noch nicht in seinem vollen Umfang gesehen wird. Ich erwähne hier nur eine wichtige Erscheinung. Die junge Ratte wird in einem Zustand geboren, in dem das ursprüngliche Kiefergelenk der Tetrapoden, also das Reptiliengelenk Quadratum-Articulare, noch nicht ins Mittelohr aufgenommen ist. Der künftige Hammer (Articulare) steht noch ganz in Verbindung mit dem Meckelschen Knorpel, und das Squamosum-Dentale-Gelenk funktioniert noch nicht. Am 4. Tag nach der Geburt erst beginnt die Abtrennung des Hammers vom Unterkieferknorpel. Der Zustand der Ratte gleicht in dieser Hinsicht dem von *Didelphys*. Auch beim Opossum ist das Hammer-Amboss-Gelenk im Moment der Geburt noch «Kaugelenk» in nichtfunktionierendem Zustand (STARCK, 1959). Wir sind im Begriff, diese Verhältnisse vergleichend bei anderen archaischen Säugetieren nachzuprüfen. Der transitorische Ernährungsmodus des Milchsaugens an der mütterlichen Zitze funktioniert mit Hilfe der früh ausgebildeten Zunge. Er lässt dem noch nicht funktionsbereiten Kiefergelenk des Säugers und dem damit in Beziehung stehenden Mittelohrgebiet die Zeit zur vollen Ausformung.

Die Vorverlegung der Geburt ermöglicht Säugerformen von relativ geringer Adultgrösse das Beibehalten der hohen Jungenzahl, was für die Arterhaltung sehr wichtig ist. Bei geringer Körpergrösse der Adulttiere ist ein Auswachsen der Jungen im Mutterleibe bei verlängerter Tragzeit nur möglich durch Reduktion der normalen Jungenzahl auf 2 und 1.

Dass den ursprünglichen Eutherien die zur Arterhaltung notwendige hohe Nachkommenzahl zudem durch eine massive Plazenta ermöglicht wird, ist heute allgemein anerkannt. Der für archaische Eutherien typische Plazentationsmodus ist eine raumsparende Verbindung von Mutter und Frucht, die in vielen Varianten verwirk-

licht ist, in der invasive Anteile stets eine grosse Rolle spielen. Dass die epitheliochoriale Plazenta, wo sie bei den heutigen Säugern vorkommt, eine neue höhere Evolutionsstufe bezeichnet, darf ebenfalls als gesicherte Erkenntnis gelten.

Damit ist ein Problem geklärt, das seit dem Beginn der Evolutionsforschung die Zoologen beschäftigt hat. 1880 hebt T. H. HUXLEY hervor, dass viele Insectivora den Vorstellungen entsprächen, die wir uns von ursprünglichen Eutherien machen müssen. «For example if *Gymnura* possessed a diffuse placentation, it would be an excellent representative of an undifferentiated Eutherian.» Heute wird auch der Plazentationstyp von *Gymnura* als archaisch bewertet!

Damit stellt sich freilich das Problem des Ursprungs dieses Entwicklungstypus. Seine Lösung kompliziert sich durch die Erhellung, welche die neuere paläontologische Arbeit bringt. Der Nachweis, dass seit der Triaszeit in mehreren Reptiliengruppen der Übergang zum säugertypischen Kiefergelenk vollzogen worden ist, führt heute zur Vorstellung, dass wenigstens viele Evolutionslinien dieser Art anzunehmen sind. Die Monotremen werden in dieser Sicht sehr weit von den Eutheria abgerückt (VANDEBROEK, 1964). Damit wird auch die Vorstellung von der Abseitigkeit ihres Ontogenesemodus, die ich früher schon mehrfach betont habe, aufs neue gestützt. In das raumzeitliche Kontinuum, in dem sich die Evolution der Säuger entfaltet, sind uns erst wenige Einblicke gewährt worden. Die Vorstellungen über die Umwandlung einer Reptilienontogenese in die verschiedenen Entwicklungsweisen, von denen einige zum Eutherientypus geführt haben, müssen weit offen bleiben.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die ursprüngliche Tragzeit der Mammalia-Eutheria wird diskutiert. 28—45 Tage Embryonalperiode sind für den archaischen Typus mit Nesthocker-Geburt charakteristisch (viele Insectivora, Sciuridae unter den Rodentia). Diese ursprüngliche Tragzeit ist bei einzelnen Insectivoren (Sorex) und vielen Muriden abgekürzt, die Entwicklung ist beschleunigt. Tragzeiten von 22—16 Tagen sind sekundäre Abwandlungen des Grundtypus und führen zu einem Geburtszustand, bei dem das ursprüngliche Reptilien-Kiefergelenk noch ausgebildet (wenn auch nicht funktionell) ist.



## RÉSUMÉ

La durée primitive de la gravidité pour les Mammifères-Euthériens est discutée. Vingt-huit à quarante-cinq jours de vie embryonnaire conduisent à un état de naissance du type nidicol dans les formes archaïques (certains Insectivores et Rongeurs-Sciuridés). Cette durée est abrégée, la vitesse du développement accélérée chez certains Insectivores (Sorex) et chez des nombreux Muridés. La gravidité de vingt-deux à seize jours est une déviation du type primitif et conduit à un état de naissance caractérisé par la présence d'une articulation reptilienne Os carré-Articulaire non fonctionnelle.

## SUMMARY

The primary gestation-time in the Mammalia-Eutheria is discussed. 28-45 days of embryonic life form in the archaic types a nidicolous newborn. (Many Insectivora, the Sciuridae among the Rodentia.) This pregnancy is abbreviated by a accelerated development in certain Insectivores (Sorex) and in many of the Muridae. A gestation time of 22 to 16 days must be considered as a deviation from a longer pregnancy and is characterized by the persistence in the newborn of the non-functional reptilian articulation of the Quadrato-Articulare.

## LITERATUR

- BENAZZI, M. 1933. *L'evoluzione di un carattere biologico nei Mammiferi: la viviparità*. Attualità Zoologiche, Bd. 1, 1-84.
- CARMICHAEL, L. 1934. *An experimental study in the prenatal Guinea pig of the origin and development of reflexes and patterns of behavior in relation to the stimulation of specific receptor areas during the period of active fetal life*. Genet. Psychol. Monographs, Bd. 16, 337-491.
- DIETERLEN, F. 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys) und Wanderratte (Rattus norvegicus)*. Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren. Zeitschr. f. Säugetierkunde, Bd. 28, H. 4, 193-227.
- HUXLEY, T. H. 1880. *On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia*. Proc. zool. Soc. London.



- MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese* («*Cavia cobaya*» Schreb. und «*Rattus norvegicus*» Exleben). *Revue suisse de Zoologie*, t. 69, fasc. 4 (n° 33), 617-727.
- MOSSMAN, H. W. 1937. *Comparative Morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures*. *Contributions to Embryology*, V. XXVI, No. 158, 129-246.
- PORTMANN, A. 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. *Mediz. Grundlagenforschung*, Bd. IV, 1-62.
- STARCK, D. 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere*. *Handbuch der Zoologie*, Bd. 8, 22. Liefg., 1-276.
- VANDEBROEK, G. 1964. *Recherches sur l'origine des Mammifères*. *Annales Société Royale Zoologique de Belgique*, t. 94, fasc. 1, 117-160.

---

N° 32. **M. Reiff**, Basel. — Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten. (Mit 4 Textabbildungen.)

Forschungslaboratorien für Angewandte Biologie der J. R. Geigy A.G., Basel.

## 1. EINLEITUNG

Bei vielen Rattenversuchen ist die Überprüfung des Körpergewichtes äusserst wichtig, denn der Gewichtsverlauf orientiert als integrierter Summenwert wie kaum ein anderes einfach zu registrierendes Merkmal über den Zustand des Versuchstiers. Dies gilt besonders bei der Verwendung von jüngeren, noch wachsenden Ratten. Die Wachstumsintensität oder die Zuwachsrate in bestimmten Zeitabschnitten ist jedoch ausser der Rasse und Zuchtlinie vor allem von der Nahrungsqualität direkt abhängig. Es ist also immer zu berücksichtigen, ob die Tiere unter Vollnahrung oder Diäten gehalten werden.

Im Rahmen von Untersuchungen über die Wirkung chemischer Substanzen bei jungen Wistar-Ratten stellte sich die Frage, ob parallel zum Lebendgewicht weitere Werte, z.B. Organgewichte oder Schlachtkörpergewichte, eine Korrelation zeigen, und ob diese Relationen bei verschiedener Ernährung erhalten bleiben oder

prinzipielle Veränderungen zeigen. Aus vielen Prüfungen mit verschiedenen Messwerten hat sich ergeben, dass das Schlachtkörpergewicht wertvolle Aussagen über die Aufbauleistungen des Organismus ermöglicht und vor allem auch für die angewandte Forschung interessante Grundlagen liefert.

Aus Literaturrecherchen sind mir keine grundlegenden Studien über Schlachtkörpergewichte bei Ratten mit verschiedener Ernährung bekannt geworden, so dass versucht wird, mit den vorliegenden Ergebnissen einen Beitrag zum Fragenkreis zu leisten.

## 2. METHODIK

Die Tiere werden nach Geschlechtern getrennt in 4er-Gruppen in Plexiglas- oder Makrolonkäfigen gehalten und erhalten Futter und Trinkwasser ad libitum. Bei Versuchsstart beträgt das Lebendgewicht 60-80 gr. Es wird generell eine Versuchsdauer von 4 Wochen eingehalten und der Gewichtszuwachs in dieser Zeitspanne berechnet.



ABB. 1.

Präparation der Ratten für Bestimmung der Schlachtkörpergewichte.

Am Versuchsende werden zum Lebendgewicht zwei Schlachtkörpergewichte ( $S_1$ ,  $S_2$ ) bestimmt. Die Tiere werden kurz mit Äther narkotisiert, durch Halsschnitt entblutet und anschliessend sezirt. Die Stadien sind in Abb. 1 dargestellt.

$S_1$ : Entfernung der abdominalen Organe, Magen, Darm, Leber, Milz. Restgewicht ca. 80%.

$S_2$ : Schwanz, Kopf und Hals, Fussglieder abgetrennt, Fell abgezogen, Lungen, Herz, Nieren und Gonaden mit Fettgewebe entfernt. Restkörper bestehend aus Knochen und Muskulatur ausgewogen, Restgewicht ca. 45% des Lebendgewichtes.

### 3. RESULTATE

#### *Lebendgewichts-Zuwachs.*

Als Ausgangspunkte für die Frage nach der Abhängigkeit der Schlachtkörpergewichte von der Futterqualität, gelten die Lebendgewichte, wie sie in Abb. 2 aus verschiedenen Versuchsreihen zusammengestellt sind. Hierbei ist nur der Gewichtszuwachs im Zeitraum von 4 Wochen eingetragen.

Mit dem Futtertyp 1, einer ausbalancierten Vollnahrung, wie sie z.B. durch das Standardfutter «Altromin» garantiert ist, wird ein normaler, weitgehend optimaler Gewichtszuwachs erreicht. Die Geschlechtsdifferenz ist deutlich ausgeprägt, durchschnittliches Gewicht bei Männchen 167 gr Zuwachs, bei Weibchen 107 gr. Werden aus einer solchen Vollnahrung mit 18—20% Roheiweissgehalt die tierischen Proteinzusätze wie Fisch- und Fleischmehl, Blutmehl, Milchpulver, etc. weggelassen und setzt man den Tieren den Futtertyp 2 als Mischfutter aus Cerealien, Soja plus Vitaminen und Mineralsalzen mit 10—11% Roheiweissgehalt vor, so bleibt die Gewichtsentwicklung bedeutend zurück und die Geschlechtsdivergenz verschwindet. Noch extremer ist die Situation bei einseitiger und mangelhafter Ernährung, wie beim Futtertyp 3, wo nur Haferflocken ohne weitere Zusätze verabfolgt werden. Der Gewichtszuwachs in 4 Wochen beträgt noch 26—27 gr. Aus Beispiel 3a ist ersichtlich, welche Veränderungen in der Wachstumsleistung auftreten können, wenn auf der Basis einer Mangel-diät hochwertige Zusätze beigelegt werden. In dieser Versuchsserie wurde den Haferflocken 4% Fleisch- oder Fischmehl zugesetzt.

Ohne dass dadurch ein wesentlicher Mehrkonsum an Nahrung festzustellen ist, wird der Gewichtszuwachs gegenüber Futter 3 ver-

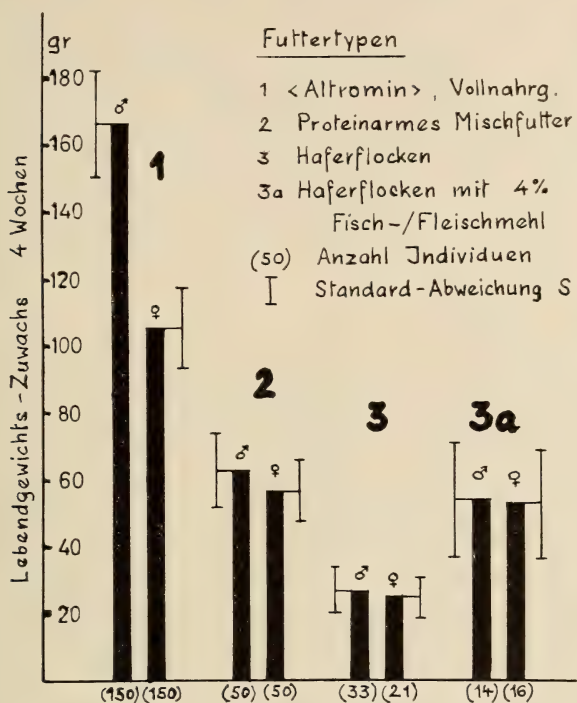


ABB. 2.

Wachstumsleistungen von Ratten bei verschiedener Ernährung.  
 Lebendgewichtszuwachs in 28 Tagen mit Startgewichten von 60—80 gr.

doppelt und die Wachstumsleistung beträgt ein Mehrfaches des aufgenommenen Proteins, so dass also neue Vorgänge für die Nahrungsauswertung aufgetreten sind.

#### *Schlachtgewichte in Relation zum Lebendgewicht.*

Als Grundlage für die weiteren Aussagen dient Abb. 3, in der für rund 400 Tiere bei Fütterung mit Vollnahrung die Einzelwerte der Schlachtkörpergewichte in Beziehung zum Lebendgewicht registriert sind. Für  $S_1$  zeigen weibliche und männliche Tiere annähernd die gleiche Verteilung der Einzelwerte um die 80%-Linie,



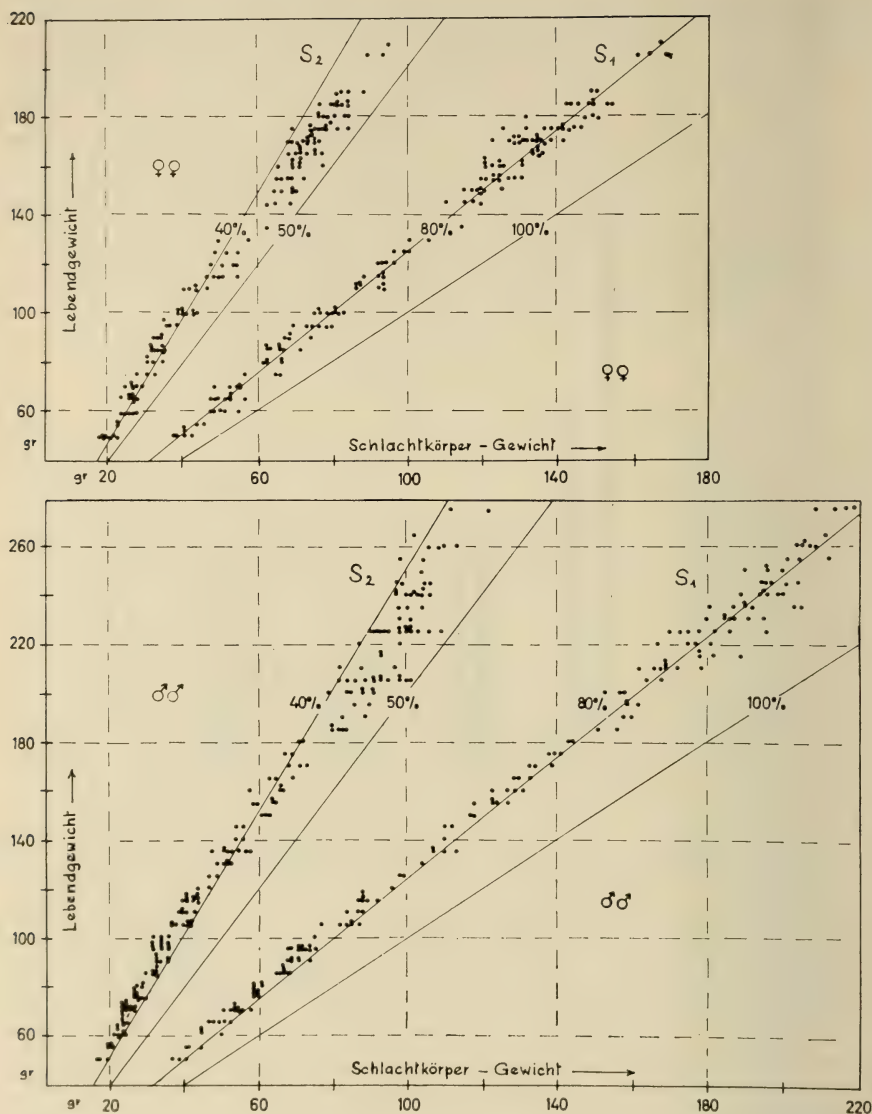


ABB. 3.

Relationen von Lebendgewicht und Schlachtgewicht  $S_1$  und  $S_2$ , oberes Bild weibliche, unteres Bild männliche Ratten. Ausgezogene Linien betreffen Prozentwerte des Schlachtgewichtes im Verhältnis zum Lebendgewicht. (40%, 50%, 80%, 100%.) Punkteschar zeigt Verteilung der Einzelwerte.

bei jungen Männchen von 60—100 gr Lebendgewicht liegt der %-Wert etwas tiefer, um 75%. Auch für  $S_2$  resultiert ein einheitliches Bild, indem bei jungen Tieren durchschnittlich 37—38%, später 40%, und bei schwereren Ratten 45% erreicht werden.

Die Kurve ermöglicht nun, für Versuchstiere die wahrscheinlichen Schlachtgewichte bei Versuchsstart zu ermitteln. Werden Tiere nach dem 4-Wochen-Versuch seziert, so lässt sich der  $S_1$ - und  $S_2$ -Zuwachs errechnen, indem vom ausgewogenen Schlachtkörpergewicht der Tabellenwert des Startgewichtes subtrahiert wird und die Differenz mit dem Lebendgewichtszuwachs verglichen werden kann.

### *Schlachtgewichtszuwachs.*

Die Einzelwerte von rund 350 Tieren über den  $S_1$ - und  $S_2$ -Zuwachs in 4 Versuchswochen sind in Abb. 4 wiedergegeben, wobei die 3 Futtertypen von Abb. 2 wieder zu berücksichtigen sind. Hochwertiges Futter (Typ 1) ergibt Lebendgewichtszunahmen von 85—130 gr für weibliche und 130—200 gr für männliche Ratten. In den Schlachtkörpergewichten zeigt sich eine lückenlose Kontinuität in der Verteilung der Einzelwerte. Bei genauer Berechnung von Durchschnitten der Schlachtgewichtsprozente sind zwischen Männchen und Weibchen geringe Verschiebungen festzustellen. Männchen besitzen etwas höhere  $S_1$ -%-Werte, Weibchen etwas höhere  $S_2$ -%-Werte. Diese Unterschiede sind vor allem auf das Hodengewicht zurückzuführen.

Bei proteinarmem Mischfutter (Typ 2), wo nur Lebendgewichtszunahmen von 42—80 gr erreicht werden, liegen die  $S_1$ -%-Werte deutlich tiefer und die  $S_2$ -%-Werte etwas höher als beim Futtertyp 1. Daraus ist zu schliessen, dass als Folge von Futter 2 der Darmtrakt ein höheres Gewicht hat und ausserdem das Fellgewicht geringer ist.

Beim Futtertyp 3 mit den kleinsten Gewichtszunahmen liegen die Einzelwerte sehr nahe beieinander. Aus der Durchschnittsberechnung zeigt sich aber, dass neue Verhältnisse vorliegen.  $S_1$  liegt bei 80% und  $S_2$  bei 50%. Für  $S_2$  ist dies der höchste Wert aller Gewichtsklassen, der aussagt, dass trotz Mangelfutter eine hohe Leistung für Muskelaufbau vorliegt, demgegenüber aber das Gesamtwachstum zurückgeblieben ist.

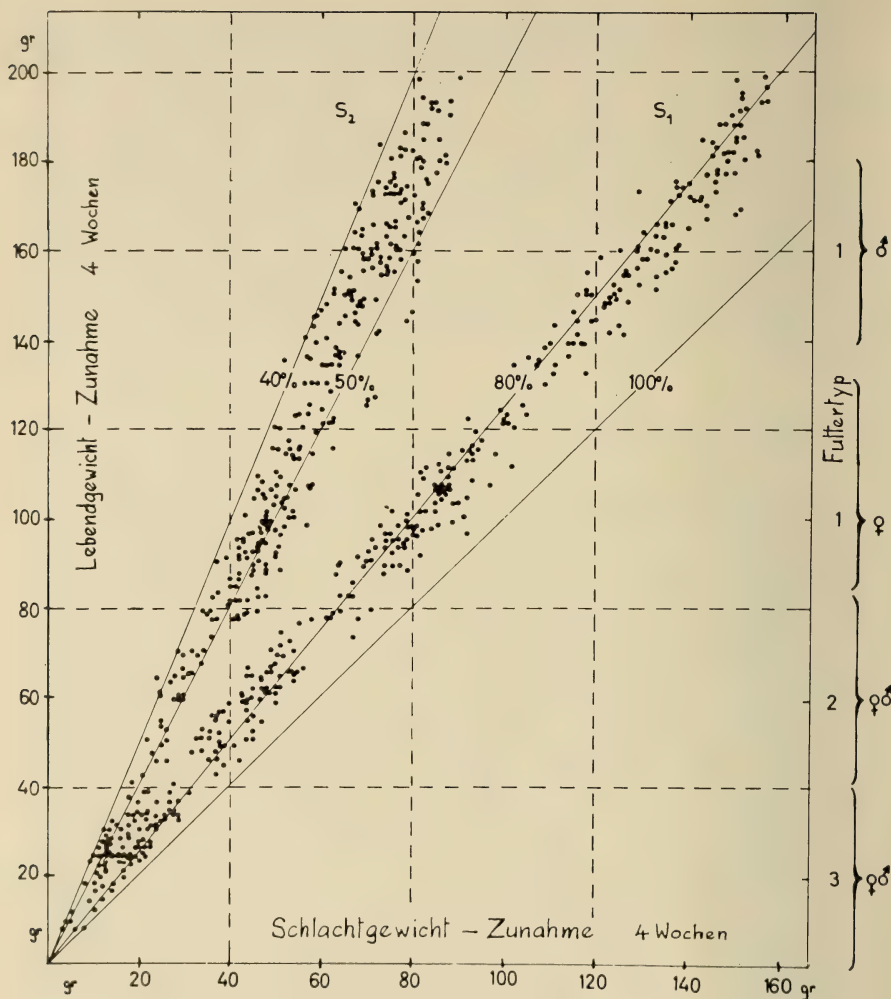


ABB. 4.

Relationen von Lebendgewichtszunahme und Schlachtgewichtszunahme während 28 Versuchstagen. Weitere Bezeichnungen siehe Abb. 3.

### *Veränderungen im Schlachtkörpergewicht.*

Die Tendenzen zur Veränderung der Schlachtgewichtsprozente, wie sie aus Abb. 4 abzuleiten sind, lassen sich aus Tab. 1 noch besser erkennen. Für verschiedene Klassen des Lebendgewichtes sind die Durchschnittswerte von  $S_1$  und  $S_2$  und die daraus resultie-

renden %-Werte berechnet worden. Für  $S_1$  zeigt sich allgemein eine Zunahme der %-Werte mit höherem Lebendgewicht, mit Ausnahme von Futtertyp 2 und 3a. Bei  $S_2$  ist die Tendenz zur Abnahme der %-Werte mit höherem Lebendgewicht sehr deutlich. Eine Ausnahme bildet auch hier Futter 3a. Der Zusatz von hochwertigen Proteinen zu einem Mangelfutter manifestiert sich also auch in den Schlachtgewichten. Tierische Proteine sind im Unterschied zu pflanzlichen Proteinen geradezu als «Stimulatoren» des Aufbau-stoffwechsels zu kennzeichnen und veranlassen wachsende Ratten zu Mehrleistungen, die weit über das hinausgehen, was die Proteine als wertvolle Substrate mengenmässig selbst beibringen.

TAB. 1.

*Durchschnittswerte von Schlachtgewichten, Zusammenfassung von Abb. 4.*

Lebendgewichte		Futter typ	$S_1$		$S_2$	
Spanne	Ø		Ø gr	%	Ø gr	%
10—40	24	3	16,4	79,8	10,6	50,5
42—60	53	2	39,6	76,1	25,5	48,1
62—80	72	2	53,9	77,0	36,6	49,1
85—100	94	1 ♀	76,6	81,5	45,8	47,7
101—115	108	1 ♀	87,3	80,8	51,1	47,3
116—130	123	1 ♀	99,2	80,7	57,2	46,6
135—154	145	1 ♂	120,0	82,8	66,1	45,6
155—174	164	1 ♂	135,3	82,5	74,4	45,4
175—200	184	1 ♂	149,0	81,0	81,5	44,3
40—80	53	3a	44,2	83,4	26,8	50,6

#### 4. DISKUSSION

Die Resultate dienen als Grundlage für weitere Untersuchungen. Vorerst ist noch abzuklären, wie die Verhältnisse bei andern Rattenstämmen und gnotobioten oder SPF-Ratten liegen. Ausserdem werden gegenwärtig die Korrelationen von einzelnen Muskeln oder Muskelpartien zu  $S_1$  und  $S_2$  untersucht. Zudem betrifft das Ziel der Arbeiten die Suche nach geeigneten Voraussetzungen für die anschliessende biochemische Analyse der Körperzusammensetzung von Ratten bei verschiedener Ernährung. Für letzteren



Gesichtspunkt ist aus der Zusammenarbeit mit Dr. H. O. ESSER klar geworden, dass Schlachtgewichte eine gute Ausgangslage bilden und die Methode der Ganzkörperanalyse übertreffen.

Wenn man die Literatur über Ernährungsversuche verfolgt, so fällt auf, wie sehr in den letzten Jahren auf methodischem Gebiet gearbeitet wird. Als einzelne Beispiele sind zu erwähnen: Untersuchungen über Stickstoffbilanzen, Stickstoffretention, biologische Wertigkeit von Proteinen [2, 3, 4]; Ganzkörperanalysen von Ratten [1, 3]. Mitte 1964 hat Poppe [5] eine Schlachtkörperpräparation und anschliessende biochemische Analyse bei Ratten erwähnt, wobei der Einfluss verschiedener Hormontypen auf den Stoffwechsel männlicher Ratten untersucht wurde. Wir hatten damals bereits unsere ersten Erfahrungen mit Schlachtkörperbestimmungen an Ratten gemacht und bauten anschliessend die Resultate in Richtung verschiedener Nahrungstypen weiter aus. (Eine ausführlichere Besprechung der Literatur erfolgt in einer späteren Arbeit.)

Zusammenfassend ist festzustellen, dass die Schlachtkörpergewichte  $S_1$  und  $S_2$  bei Vollnahrung eine auffallende Korrelation zum Lebendgewicht zeigen und bei suboptimaler Ernährung Veränderungen erfahren. Diese Gesichtspunkte sind bei Rattenversuchen mit langfristiger experimenteller Beeinflussung zu berücksichtigen.

#### LITERATURVERZEICHNIS

1. ABRAHAM, J., Mireille MORIN-JOMAS, J. PERETIANU. 1964. *Nouvelle technique de détermination de la composition corporelle des animaux de laboratoire*. Bull. Soc. Chim. Biol. 46: 755-758.
2. ALLISON, J. B., R. W. WANNEMACHER, W. L. BANKS and W. H. WUNNER. 1964. *The magnitude and significance of the protein reserves in rats fed at various levels of nitrogen*. J. Nutrit. 84: 383-388.
3. BECKER, M. und S. HARNISCH. 1958. *Neue Untersuchungen über die Gültigkeit und Exaktheit von Stickstoff-Bilanzen bei Stoffwechselversuchen an lebenden Tieren*. Arch. Tierernähr. 8: 401-419.
4. NEHRING, K. und H. D. BOCK. 1962. *Untersuchungen über die biologische Wertigkeit von Eiweissfutterstoffen an Ratten*. Arch. Tierernähr. 12: 53-63.
5. POPPE, S. 1964. *Über den Einfluss von Diäthylstilboestrol und anderer Wirkstoffe auf den Stoffwechsel männlicher Ratten*. Arch. Tierernähr. 14: 345-360.

N° 33. **Jacqueline Reynaud et Verena Uehlinger**, Genève. — Une mutation létale récessive « yr » (yolky rectum) chez *Xenopus laevis* Daudin.<sup>1</sup> (Avec 4 figures dans le texte.)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Au cours d'une analyse génétique de deux familles de *Xenopus laevis*, nous avons trouvé une mutation létale récessive se manifestant au cours du développement embryonnaire. Cette anomalie, désignée par les lettres « yr » (yolky rectum: c'est-à-dire gros résidus de vitellus dans la région anale) fut déjà mentionnée sous le nom de M6 par FISCHBERG et al., 1964.

Cette mutation s'est révélée dans la descendance de deux individus du stock: la femelle 56 (Oxford, 2 nucléoles) et le mâle 51 (Oxford, 2 nucléoles); il s'agit donc d'une mutation spontanée dont nous ignorons l'origine. Ces animaux avaient été croisés avec des individus, résultant d'une transplantation nucléaire (fig. 1).

Arbre généalogique des familles portant la mutation yr récessive.

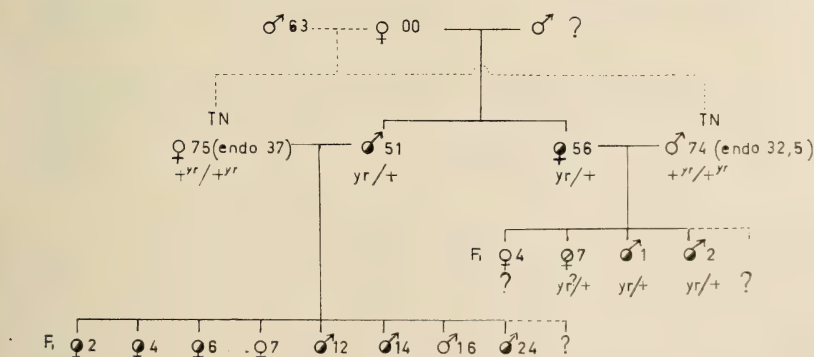


FIG. 1.

Arbre généalogique des familles portant la mutation « yr » récessive.

<sup>1</sup> Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (requête n° 2551).

*Description du développement de l'anomalie.* — Quarante-huit heures après la ponte (stade 31-32 selon NIEUWKOOP et FABER), nous pouvons déjà observer chez les embryons atteints, une légère microcéphalie et un développement anormal des yeux. L'anomalie s'accroît par une courbure très caractéristique des organes axiaux; l'embryon montre en outre une microphtalmie résultant d'un ralentissement du développement de l'œil. (Fig. 2a et 2b; fig. 4a et 4b.)

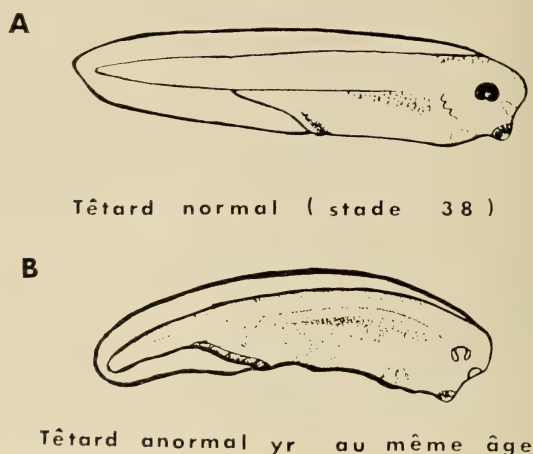


FIG. 2.

Têtard normal (stade 38), a et b: têtard anormal « yr », au même âge.

Vingt-quatre heures après, alors que les individus normaux sont au stade 41, les mutants montrent un arrêt du développement au stade 39. A ce moment, l'anomalie est à son maximum d'expression. (Fig. 3a et 3b; fig. 4c et 4d.)

Les anormaux survivent encore un jour avant de mourir, les normaux sont alors parvenus au stade 43.

Le tableau 1 résume l'ensemble des anomalies décelables macroscopiquement.

Un bref examen microscopique a pu montrer une pycnose spécialement des noyaux des cellules du système nerveux due, semble-t-il, à un arrêt de la différenciation.

On observe chez certains mutants, un œdème plus ou moins accentué de la région du cœur; cette manifestation mise à part, l'expression de la mutation est remarquablement constante.

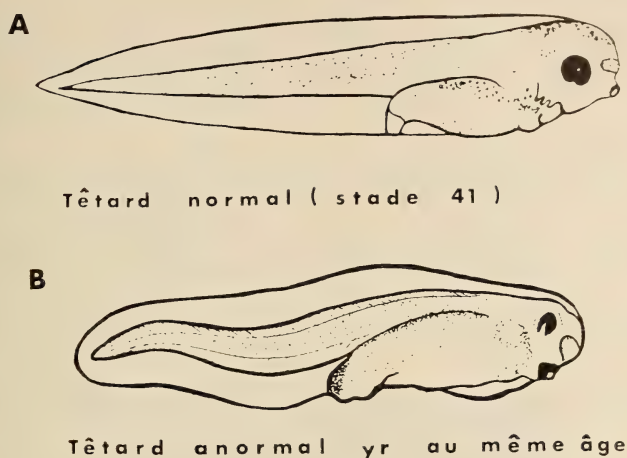


FIG. 3.

a) Têtard normal, stade 41, et b) Têtard anormal au même âge.

*Hérédité de la mutation « yr ».* — Dans deux familles analysées, 11 croisements au sein de la première génération (F1) et 3 croisements de retour ont montré l'anomalie « yr ». Dans 9 de ces croisements, la ségrégation donne les totaux suivants: sur 1140 embryons examinés, 277 montrent le syndrome « yr », c'est-à-dire 24,3%. Les adultes hétérozygotes (yr/+), porteurs de « yr » donnent une descendance entièrement normale, s'ils sont croisés avec des homozygotes sains (+/+). Les hétérozygotes ont donc un phénotype normal. Le taux de 24,3% nous mène à déduire qu'il s'agit d'une mutation mendélienne récessive létale à l'état homozygote.

*Remarques.* — Il est à remarquer que les croisements de retour avec les animaux issus de transplantation n'ont pas montré l'anomalie. Par conséquent, l'origine de cette mutation ne peut pas être imputée à la transplantation nucléaire.

Il resterait à étudier la physiologie de l'anomalie, de poursuivre des recherches cytochimiques et de voir si le karyotype décele un accident chromosomique visible; sur ce dernier point, nos quelques recherches n'ont guère été fructueuses, car au moment où l'embryon montre l'anomalie, les tissus sont déjà en dégénérescence et ne présentent plus de mitoses.



TABLEAU 1.

	Stade 43 normal	syndrome « yr »
Tête		Microcéphalie
Yeux	Iris et cristallin bien distincts	Assymétrie de l'iris Cristallin opaque
Cœur	Battements du cœur déjà perceptibles	Esquisse de la région cardiaque
Endoderme	Début de la torsion de l'intestin	Pas d'évolution de la partie endodermique
Branchies	Les trois expansions des branchies sont nettement formées	Les ébauches des branchies sont absentes
Reins	Pronéphros visibles	Pronéphros rudimentaires
Région anale	La partie terminale est bien différenciée	Gros résidus vitellins dans la région anale
Organes axiaux	droits	ondulés
Pigmentation	Répartie latéralement le long des organes axiaux et sur la tête	Faible pigmentation latérale
Nageoire	Transparente	Mauvaise résorption du vitellus

## RÉSUMÉ

Au cours de l'analyse génétique d'animaux expérimentaux de l'espèce *Xenopus laevis*, issus de transplantation des noyaux somatiques, nous avons observé une mutation létale récessive « yr » affectant les stades précoces du développement au moment de la différenciation de l'endoderme. Il s'agit d'une mutation spontanée dans notre élevage dont l'origine est inconnue.

## SUMMARY

During the genetic analysis of experimental animals resulting from the transplantation of somatic nuclei, of the species *Xenopus*

*laevis*, we have found a lethal recessive mutation, affecting the early stages of development. It expresses itself as an arrest at the moment of endoderm differentiation. This spontaneous mutation occurred in our stock of unknown origin.

*Remerciements.* — Nous remercions M<sup>me</sup> Claude Chuit qui a travaillé avec nous à cette analyse et M. Jean-Pierre Vuagnaux pour son aide technique. Cette étude a été entreprise dans le cadre de l'analyse génétique des noyaux somatiques, dirigée par le professeur M. Fischberg.

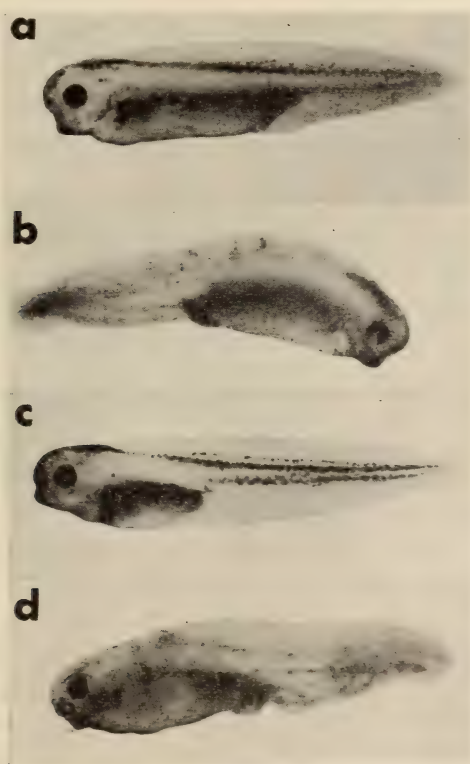


FIG. 4.

- a) Têtard normal stade 38;
- b) Têtard anormal au même âge;
- c) Têtard normal au stade 41;
- d) Têtard anormal au même âge.

## BIBLIOGRAPHIE

- FISCHBERG, M., A. W. BLACKLER, V. UEHLINGER, J. REYNAUD, A. DROIN, J. STOCK. 1964. *Nucleocytoplasmic control of development*. Proc. 11th Intern. Congr. Genet. III, 187-198, Pergamon, Oxford.
- NIEUWKOOP, P. D., J. FABER. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis (Daudin)*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- 

N<sup>o</sup> 34. **Verena Uehlinger et Jacqueline Reynaud**, Genève. — Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tail-tip) chez *Xenopus laevis* D.

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Au cours de l'analyse génétique des *Xenopus laevis* adultes issus de la transplantation de noyaux somatiques dans l'œuf énucléé, plusieurs mutations ont été mises en évidence. L'origine de ces mutations se trouve en général dans notre stock contenant un grand nombre d'animaux élevés au laboratoire, ainsi que des animaux importés de l'Afrique du Sud. Chez les Batraciens, peu de facteurs embryonnaires sont encore connus (HUMPHREY 1948, 1959, 1962, 1964 chez Axolotl et GALLIEN et COLLENOT 1964 chez Pleurodèle). Parmi les mutations identifiées jusqu'à présent dans notre laboratoire chez *Xenopus laevis*, 11 sur 16 se manifestent au cours du développement embryonnaire, avant même le stade de la prise de nourriture.

La première mutation connue chez le Xénope, à savoir la réduction du nombre de nucléoles dans le noyau, a été décrite par ELSDALE, FISCHBERG AND SMITH (1958). Depuis, l'analyse génétique d'une vingtaine d'individus expérimentaux (tous apparentés, plus ou moins consanguins et résultant de greffes nucléaires), fait apparaître un ensemble d'anomalies parmi lesquelles nous cherchons à identifier les facteurs héréditaires (FISCHBERG et al. 1964). Récemment nous avons décrit une forme de goitre héréditaire (UEHLINGER 1965). Aujourd'hui nous présentons deux nouvelles mutations:

l'une létale, dénommée «yt» (REYNAUD et UEHLINGER 1965); l'autre, que nous désignons par «kt» (kinky tailtip)\* est décrite ci-dessous.

#### DESCRIPTION DE L'ANOMALIE «kt»

- Chez l'embryon, le premier symptôme se manifeste au stade 37/38 (Table normale NIEUWKOOP and FABER 1956), soit quarante-huit heures après la fécondation. Il s'agit d'une légère inclinaison du bourgeon caudal, aux deux tiers de sa longueur (fig. 1a). Quelques taches de pigmentation brune anormale longent les somites à cet endroit.
- Après l'éclosion, l'extrémité de la queue forme une sorte de petit crochet dirigé en dehors de l'axe normale (fig. 1b). Parallèlement, une fois la différenciation de l'intestin achevée (stades 40-46), la cavité abdominale enfle jusqu'à présenter l'aspect d'un petit ballon, plus large que la tête.
- A partir de la prise de nourriture (stade 47 et suivants), cet œdème régresse et disparaît entièrement jusqu'au début de la métamorphose (au 35<sup>e</sup> jour). Par contre, la déformation de l'extrémité de la queue persiste et se reconnaît encore au stade 58 (fig. 1c). Elle disparaît avec la résorption de la queue.
- Les adultes paraissent normaux et sont capables de se reproduire.

L'expression du caractère est variable: l'œdème abdominal ne se manifeste pas sur tous les individus ou parfois très faiblement. Les mutants les plus atteints par l'œdème ne survivent que rarement. Nous avons observé une mortalité oscillant entre 12% et 52%, avec une moyenne de 26,25%, ceci dans huit croisements totalisant 69 morts parmi 249 atteints. La déformation de la queue se montre chez tous les mutants; cependant, sa forme est variable, allant d'un crochet très marqué chez les uns à une déviation très atténuée chez les autres. Ces derniers sont parfois difficiles à classer parmi les anormaux «kt», surtout dans un élevage comprenant également des têtards normaux. Ils simulent ainsi une pénétrance incomplète du caractère. Toutefois, les croisements entre deux

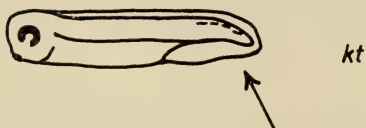
---

\* «kt» porte le numéro de travail M7 dans FISCHBERG et al. (1964).

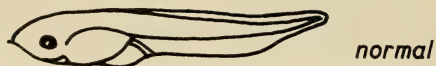


homozygotes donnent naissance à 100% de têtards exprimant la déformation de la queue (tableau 1).

a. 2 JOURS



b. 10 JOURS



c. 35 JOURS



FIG. 4.

La mutation « kt » au cours du développement larvaire

# ORIGINE DE LA MUTATION

L'anomalie « kt » fut observée pour la première fois en 1962 dans un croisement entre une fille et un fils de la femelle 75 (end. 36,5),

laquelle résultait d'une transplantation nucléaire. Par la suite on a constaté que la mutation avait été introduite par le père de ces  $F_1$ , un mâle faisant partie du stock élevé en laboratoire. Plus tard, la même anomalie fut retrouvée dans d'autres familles. Actuellement, quatre individus de notre stock sont des porteurs connus, ainsi qu'une femelle issue d'une greffe nucléaire. Tous ces animaux sont apparentés. Nous ne connaissons pas l'origine de cette souche; il s'agit vraisemblablement d'un mâle sauvage, importé de l'Afrique du Sud.

#### MODE DE TRANSMISSION DE LA MUTATION

L'anomalie se transmet comme une mutation récessive mendélienne, sans aucune manifestation hybride. La survie d'un certain nombre de mutants nous a permis récemment le croisement de deux couples d'homozygotes  $kt/kt$ . Les résultats des différents croisements (dont nous élevons pour l'analyse 200 embryons) sont représentés dans le tableau suivant:

TABLEAU 1.

*Mode de transmission de la mutation « kt ».*

Génotypes croisés	Taux théorique	Nombre de croisements	Taux moyen de « kt »
$+/+ \times kt/+$	0%	7	0% (0/784)
$+/+ \times kt/kt$	0%	—	
$kt/+ \times kt/+$	25%	12	23,9% (285/1193)
$kt/+ \times kt/kt$	50%	2	44,5% (106/238)
$kt/kt \times kt/kt$	100%	2	100% (310/310)

Parmi les élevages sans anormaux « kt » en fréquence mendélienne, quelques rares croisements entre des individus de génotype inconnu ont donné un ou deux têtards avec un syndrome « kt » typique. Nous ignorons s'il s'agit de phénocopies ou si un accident chromosomique serait à la base de ces cas exceptionnels.

#### DISCUSSION

Cette brève description d'une mutation récessive, subvitale, affectant le développement embryonnaire du Xénope, ne saurait

être complète sans l'étude physiologique du mode d'action du gène au cours de la morphogénèse. Cette étude reste à faire. Toutefois, il semblerait qu'il s'agit d'un facteur intervenant dans une phase critique du développement. Une fois cette période passée, la croissance de l'individu se poursuit normalement. D'autre part, nous n'excluons pas l'hypothèse selon laquelle la mortalité observée parmi les atteints serait due à un facteur supplémentaire. L'analyse de l'anomalie « kt » a été rendue difficile dans les croisements impliquant simultanément plusieurs mutations. Dans ces croisements, la fréquence des mutants semble trop faible. Dans les élevages sans autres anomalies, les fréquences sont remarquablement proches des valeurs théoriques (p. ex. 33/133, 41/166, 20/77, 30/131, 43/188).

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur reconnaissance à M<sup>me</sup> C. Chuit qui a effectué plusieurs croisements de cette analyse, ainsi qu'à M<sup>mes</sup> K. Ducret, A. Mauve et L. Voll pour leur assistance technique. L'étude des noyaux somatiques, effectuée sous la direction du professeur M. Fischberg, bénéficie de l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (n° 2551).

#### RÉSUMÉ

Dans une souche élevée au laboratoire, une mutation récessive subvital « kt » (kinky tailtip) est décelée chez *Xenopus laevis*. Les mutants présentent une déformation caractéristique de la pointe de la queue en forme de crochet, et parfois un ballonnement de l'abdomen. L'anomalie se développe au cours des stades embryonnaires précédant la prise de nourriture.

#### SUMMARY

A recessive subvital mutation « kt » in *Xenopus laevis* of our laboratory stock is described. The mutant embryos show a typical kinky tailtip and sometimes an abdominal oedema. 74% of the mutants survive and breed as homozygotes.

## BIBLIOGRAPHIE

- ELSDALE, T. R., M. F. FISCHBERG, S. SMITH. 1958. *A mutation that reduces nucleolar number in Xenopus laevis*. Exp. Cell Res. 14: 642-3.
- FISCHBERG, M., A. W. BLACKLER, V. UEHLINGER, J. REYNAUD, A. DROIN, J. STOCK. 1964. *Nucleo-cytoplasmic control of development*. Proc. XI Internat. Congr. Genetics, III, 187-198, Pergamon, Oxford.
- GALLIEN, L., A. COLLENOT. 1964. *Sur un mutant récessif léthal, dont le syndrome est associé à des perturbations mitotiques chez le Triton Pleurodeles waltlii*. C. R. Acad. Sc. Paris, 259: 4847-9.
- HUMPHREY, R. R. 1948. *A lethal fluid imbalance in the Mexican Axolotl*. J. Heredity, 39: 255-61.
- 1959. *A linked gene determining the lethality usually accompanying a hereditary fluid imbalance in the Mexican Axolotl*. J. Heredity 50: 279-86.
- 1962. *A semilethal factor (v) in the Mexican Axolotl (Siredon Mexicanum) and its maternal effect*. Develop. Biol. 4: 423-451.
- 1964. *Genetic and Experimental Studies on a lethal factor (r) in the Axolotl which induces abnormalities in the renal system and other organs*. J. Exp. Zool. 155: 139-50.
- NIEUWKOOP, P. D., J. FABER. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis D.* North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- REYNAUD, J., V. UEHLINGER. 1965. *Une mutation létale récessive « yr » (yolky rectum) chez Xenopus laevis D.* Rev. suisse Zool.
- UEHLINGER, V. 1965. *Une forme de goître héréditaire chez le Batracien Xenopus laevis D.* Experientia 21: 271.
-



N<sup>o</sup> 35. **H. Wildermuth und E. Hadorn**, Zürich. — Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. (Mit 4 Textabbildungen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich<sup>1</sup>.

#### 1. EINLEITUNG

Von der Labial-Imaginalscheibe wird bei DEMEREC (1950) lediglich erwähnt, dass aus ihr der Rüssel der Imago hervorgehe. Die vorliegende Arbeit setzte sich zum Ziel, die Differenzierungsleistungen der Labialscheibe morphologisch und experimentell zu analysieren. Diese Scheibe stellt innerhalb der Imaginalscheiben insofern einen Spezialfall dar, als sie als paarige Anlage ein unpaares Organ differenziert.

#### 2. MATERIAL UND METHODE

Für unsere Versuche verwendeten wir den Wildstamm «Sevelen» von *Drosophila melanogaster*. Die Larven wurden auf Standardfutter (Mais, Agar, Zucker, Hefe) bei 25° C gehalten. Die Imaginalscheiben seziierten wir in steriler isotonischer Lösung heraus und implantierten sie anschliessend in die Larvalwirte. Die metamorphosierten Transplantate wurden in Faure'sche Lösung eingeschlossen.

#### 3. DERIVATE DER LABIALSCHEIBE IN SITU

Eine Beschreibung des Rüssels von *Drosophila melanogaster* findet sich bei DEMEREC (1950). Da sie aber sehr wenig ins Detail geht, schien es für unsere Experimente notwendig, die Morphologie des Rüssels eingehender und quantitativ zu bearbeiten.

Der Rüssel von *Drosophila* (Abb. 1) setzt sich aus drei gelenkig verbundenen Teilen zusammen, nämlich aus *Basi*-, *Medi*- und *Distiproboscis* (BP, MP und DP). Da sich aus den Labialscheiben

---

<sup>1</sup> Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

nur die beiden distalen Teile entwickeln, soll der *Basiproboscis* nicht weiter berücksichtigt werden. Der *Mediproboscis* besteht aus

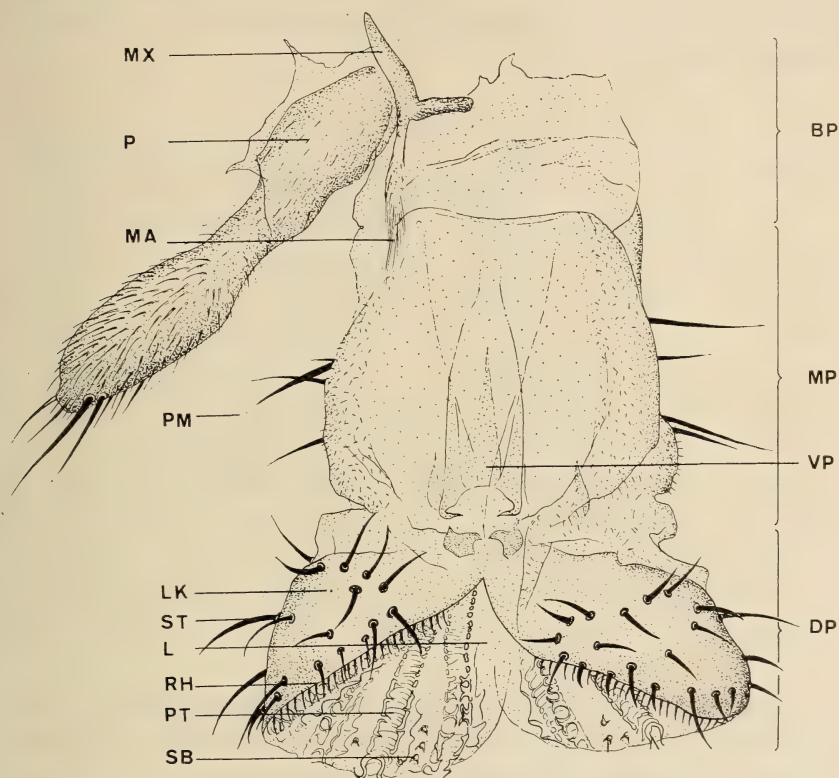


Abb. 1.

Situpräparat des Rüssels von *Drosophila melanogaster*.

BP = *Basiproboscis*, MP = *Mediproboscis*, DP = *Distiproboscis*, MX = Maxille, P = Maxillarpalpus, MA = Maxillarapodem, PM = Praementalborsten, LK = Labellarkalotte, ST = *Sensilla trichodea*, L = Labialpolster, RH = Randhaare, PT = Pseudotracheen, SB = *Sensilla basiconica*. Vergr. 135  $\times$ .

einem zylindrischen Rohr, das dorsal und lateral membranös gebaut und ventral von einer rechteckigen sklerotisierten Platte, dem *Praementum* (PM, Abb. 2), bedeckt wird. Der häutigen Membran liegt dorsal ein schwach sklerotisierter Schild, die vordere Labialplatte (VP), auf, welche lateral von einem Paar lanzettförmiger Plättchen begrenzt wird. Die Membran selber ist dicht

mit kurzen Haaren besetzt. Das *Praementum* (Abb. 2) ist ebenfalls gleichmässig behaart. Ausserdem stehen auf dem *Praementum* rund 10 grosse Borsten, die in charakteristischer Weise angeordnet sind. Die quantitative Analyse aller Rüsselteile ist in Tabelle 1 zusammengefasst.

TAB. 1.

Mittlere Anzahl ( $\bar{x}$ ) der *Praementalborsten* (PM), *Sensillae trichodeae* (ST) und *Pseudotracheen* (PT) in situ.

$s$  = Standardabweichung.  $n$  = Anzahl untersuchter Fälle.

		$n$	$\bar{x}$	$s$
PM	linke Hälfte	25	5,4	0,5
	rechte »	25	5,9	0,9
	total	25	11,3	1,2
ST	linke Hälfte	18	37,0	2,2
	rechte »	17	37,6	1,7
	total	17	74,3	3,2
PT	linke Hälfte	27	4,7	0,6
	rechte »	27	4,4	0,6
	total	27	9,1	0,9

Der *Distiproboscis* wird gebildet von der paarigen, blasig erweiterten Fortsetzung des *Mediproboscis*. Beim Ausstrecken des Rüssels werden die beiden Blasenhälften auseinandergepresst, während median eine Membran mit den strahlig verlaufenden *Pseudotracheen* (PT) erscheint. Im ausgeklappten Zustand kann man gut unterscheiden zwischen den ventralen Labialpolstern (L) und dorsalen halbkugeligen Chitingebilden. Wir bezeichnen diese als Labellarkalotten (LK). Sie sind dicht mit mittelstarken Borsten (*Sensillae trichodeae*, ST) besetzt. Die Mundöffnung an der Basis des *Distiproboscis* wird von einer hufeisenförmigen, stark sklerotisierten Spange, dem Oralskleriten, eingefasst. An dieser Stelle entspringen die *Pseudotracheen*. Es sind durchbrochene Röhrengebilde, in welche bei der Nahrungsaufnahme Speichel einfliesst. Zwischen den *Pseudotracheen* sind jeweils, in wahlloser Anordnung und Zahl, *Sensillae basiconicae* (SB) eingestreut. Die Grenze zwischen Labellarkalotte und *Pseudotracheal-Membran* ist gekennzeichnet durch

eine Reihe finer Haare, welche sich durch die Regelmässigkeit ihrer Zwischenräume charakterisieren. Wir bezeichnen sie als Randhaare (RH).

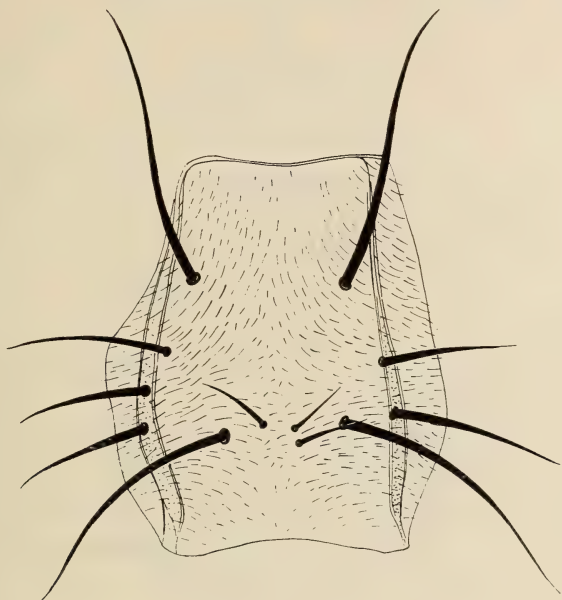


ABB. 2.

Situpräparat des Praementums von *Drosophila melanogaster*.  
Vergr. 150 ×.

#### 4. ENTWICKLUNGSLEISTUNG EINER LABIALSCHEIBE IN LARVEN DES SPÄTEN DRITTEN STADIUMS

Um die prospektive Bedeutung der Labialscheibe festzustellen, implantierten wir totale intakte Scheiben aus verpuppungsreifen Larven in Wirtslarven des späten dritten Stadiums ( $96 \pm 4$  h). Die Analyse der metamorphosierten Transplantate ergab, dass eine Scheibe aus einem Spender des späten dritten Stadiums im gleich-alterigen Wirt eine sagittale Hälfte von *Medi-* und *Distiproboscis* differenziert (Abb. 3). Dabei können folgende «Elemente» und Strukturen zur qualitativen und quantitativen Analyse herangezogen und mit der Entwicklungsleistung *in situ* verglichen werden:



- a) *Mediproboscis*: Haare auf der Lateral-Membran. *Praementum* mit Borsten;
- b) *Distiproboscis*: Pseudotracheen. Labellarkalotten mit *Sensillae trichodeae*. Randhaare. *Sensillae basiconicae*.

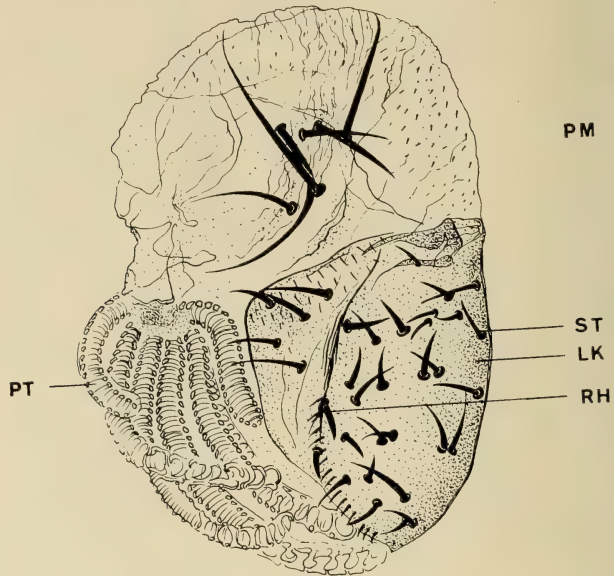


ABB. 3.

Metamorphosiertes Transplantat einer Labialscheibe.  
 Spender verpuppungsreif, Wirt 96 Stunden alt.  
 Abkürzungen wie in Abb. 1. Vergr. 120  $\times$ .

Die Borstenzahlen sind ein wertvolles Mass für quantitative Vergleiche, insbesondere für Untersuchungen von Regulationsleistungen. Die Zahlenwerte sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

Der *Mediproboscis* erscheint in metamorphosierten Transplantaten stark zusammengeschrumpft. Besonders eindrücklich manifestiert sich diese Flächenreduktion auf der Praementalplatte, wo einzelne Borsten so nah zusammengedrückt sind, dass sich ihre Sockel teilweise berühren (Abb. 4). Die Borsten sind aber gleich gross wie *in situ*. Neben dem *Praementum* können auch Fragmente der lateralen *Medi-Proboscis*-Membran mit feinen Haaren nachgewiesen werden.

Vom *Distiproboscis* lassen sich in metamorphosierten Transplantaten alle Strukturen identifizieren, die man auch *in situ* beobachten kann. Einzig der Oralsklerit ist selten eindeutig zu erkennen. Im Gegensatz zum *Mediproboscis* erscheint der *Distiproboscis* nicht zusammengeschrumpft. Die Differenzierung der Pseudotracheen erscheint oft empfindlich gestört. In 20% der Fälle sind sie verzweigt. Vielfach sind nur Fragmente vorhanden.

Der quantitative Vergleich zwischen den Implantaten und der Entwicklungsleistung *in situ* zeigt eindeutig, dass eine Labialscheibe in unserer Versuchsanordnung die sagittale Hälfte von *Medi-* und *Distiproboscis* differenziert. Allerdings konnten wir in seltenen Fällen eine quantitative Mehrleistung beobachten.

### 5. ENTWICKLUNGSLEISTUNG EINER LABIALSCHEIBE IN WIRTLARVEN DES MITTLEREN DRITTEN STADIUMS

HADORN und CHEN (1956) sowie URSPRUNG (1959, 1962) zeigten an der Genitalscheibe, dass Regenerations- und Regulationsleistungen mit der Aufenthaltsdauer im Wirt korreliert sind. Um die Regulationsfähigkeit der Labialscheibe zu prüfen, implantierten wir totale intakte Scheiben aus verpuppungsreifen Spendern in Wirte des mittleren dritten Stadiums. Die metamorphosierten Transplantate zeigten deutliche Mehrleistungen verglichen mit den Implantaten, die in alte Larven verpflanzt wurden (Tab. 2).

Tab. 2.

Mittlere Anzahl ( $\bar{x}$ ) der Praementalborsten (PM), Sensillae trichodeae (ST) und Pseudotracheen (PT), hervorgegangen aus einer Labialscheibe *in situ* und in Transplantaten (Wirte  $96 \pm 4$  h bzw.  $72 \pm 4$  h alt.).

$s$  = Standardabweichung.  $n$  = Anzahl untersuchter Fälle.

	<i>in situ</i>			96 h			72 h		
	$n$	$\bar{x}$	$s$	$n$	$\bar{x}$	$s$	$n$	$\bar{x}$	$s$
PM	25	5,4	0,5	40	7,0	1,7	35	9,1	2,8
ST	18	37,0	2,2	42	38,3	6,9	38	52,7	12,9
PT	27	4,7	0,6	40	3,8	1,4	27	4,9	1,3

Die Durchschnittszahlen für Labellarkalotte und *Praementum* liegen signifikant höher als diejenigen einer Sagittalhälfte *in situ*. Da in unseren Präparaten die Zahlen teilweise stark streuen, ist

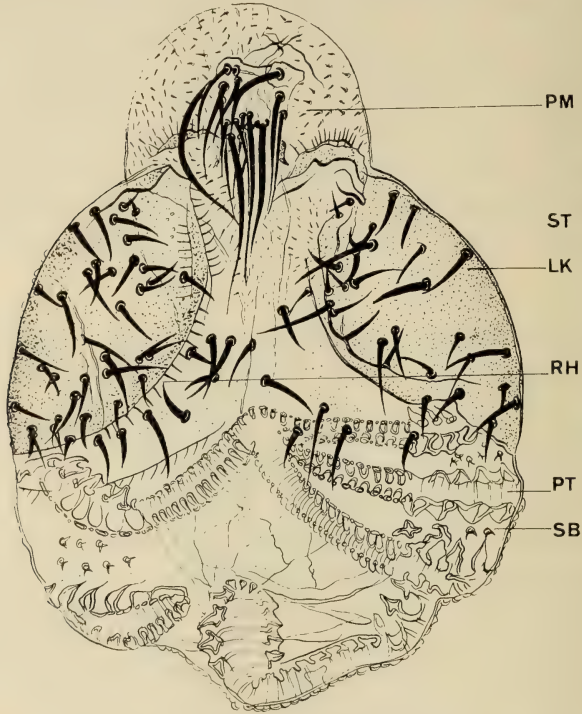


ABB. 4.

Maximalleistung einer Labialscheibe in einem 72-stündigen Larvalwirt.  
Spender verpuppungsreif. Abkürzungen wie in Abb. 1. Vergr. 120  $\times$ .

es für die Beurteilung der Regulationsleistung nötig, dass wir Einzelfälle betrachten. In Abb. 4 ist die Maximalleistung einer Labialscheibe dargestellt, die in eine junge Larve zurückversetzt wurde. Das metamorphosierte Implantat ist bilateral symmetrisch; wir können zwei deutlich getrennte Labellarkalotten unterscheiden, welche zusammen 84 *Sensillae trichodeae* aufweisen (*in situ*  $37,0 \pm 2,2$  pro Labellarkalotte). Pseudotracheen sind vier ganz ausgebildet und zwei als Fragmente (*in situ*  $4,7 \pm 0,6$ ). Auf der *Praementalplatte* stehen 16 Borsten (*in situ*  $11,3 \pm 1,2$ ).



Wir stellen somit fest, dass eine Labialscheibe in einem Wirt des mittleren dritten Stadiums ( $72 \pm 4$  h) imstande sein kann, annähernd einen totalen *Medi*- bzw. *Distiproboscis* zu differenzieren.

Die Leistung einer einzelnen Labialscheibe entspricht damit der prospektiven Bedeutung eines Labialscheiben p a a r e s.

## 6. DISKUSSION

Wie für die Genitalscheibe (HADORN, BERTANI und GALLERA, 1949, URSPRUNG, 1959) gilt auch für die Labialscheibe, dass sie unmittelbar vor der Verpuppung noch nicht fest determiniert ist. Die «regulative Mehrleistung» ist auch hier eine Funktion der Zeit, welche einer Spenderscheibe zur Verfügung steht während ihres Aufenthaltes im Larvalwirt. Wir müssen uns fragen, ob wir den Begriff «Regulation» für nicht fragmentierte Organanlagen verwenden dürfen. Diesem Problem begegnen wir auch bei PANTELOURIS und WADDINGTON (1955). Diese Autoren beschreiben Fälle, in denen Flügelscheiben *Mesonotum*-Strukturen der korrespondierenden Defektseite differenzierten. Nach diesen Ergebnissen nehmen sie an, dass die Mesothorakalscheiben ursprünglich einen einheitlichen Komplex bildeten, der sich im Laufe der Evolution in zwei bilateral-symmetrische Hälften teilte. Mit Zuhilfenahme der Feldtheorie der Scheibenorganisation (HADORN, BERTANI und GALLERA, 1949) kann auch in unserem Fall der Ersatz von spiegelbildlich homologen Strukturen als regulative Doppelbildung aufgefasst werden.

In Übereinstimmung mit PANTELOURIS und WADDINGTON dürfen wir somit den Ausdruck «Regulation» verwenden. Allerdings muss hervorgehoben werden, dass in unseren Versuchen während des Aufenthaltes im jungen Larvalwirt eine Zellvermehrung stattfinden kann. Der Regulationsvorgang würde dann darin bestehen, dass das neu gebildete Blastem spiegelbildlich organisiert wird.

## 7. ZUSAMMENFASSUNG

Die Differenzierungsleistung der Labial-Imaginalscheibe wurde *in situ* und in Transplantationsexperimenten untersucht. Die Labialscheiben differenzieren *Medi*- und *Distiproboscis*. Die Entwicklungsleistung einer Scheibe kann die prospektive Bedeutung eines



Labialscheibenpaares erreichen, wenn jene in einen Wirt des mittleren dritten Stadiums implantiert wird.

#### SUMMARY

The differentiations formed by the labial imaginal disc have been studied *in situ* and by means of transplantation experiments. This disc contains the primordia for a sagittal half of the medi- and distiproboscis. A single disc which is transplanted into a younger larva of the third instar can differentiate into a complete proboscis corresponding to the normal differentiation of a pair of labial discs.

#### RÉSUMÉ

Les potentialités du disque imaginal labial ont été étudiées *in situ* et par des expériences de transplantation. Chaque disque donne normalement une moitié gauche ou droite de mediproboscis et de distiproboscis. Lorsqu'il est implanté dans un jeune hôte du troisième stade un disque seul peut former une proboscide complète.

#### LITERATUR

- DEMEREK, M. 1950. *Biology of Drosophila*. New York, 632 pp.
- HADORN, E., G. BERTANI und J. GALLERA. 1949. *Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 144: 31-70.
- HADORN, E. und P. S. CHEN. 1956. *Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage bei Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 63: 268-277.
- PANTELOURIS, E. M. and C. H. WADDINGTON. 1955. *Regulation capacities of the wing and haltere discs of wild type and bithorax Drosophila*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 143: 39-46.
- URSPRUNG, H. 1959. *Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 151: 504-558.
- 1962. *Einfluss des Wirtsalters auf die Entwicklungsleistung von Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Dev. Biology. 4: 22-39.





N° 14.	DURRER, Heinz. Bau und Bildung der Augfeder des Pfau ( <i>Pavo cristatus</i> L.). Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln . . . . .	263-412
N° 15.	DUBOIS, Georges. Note sur les <i>Cyclocoelidae</i> Kossack, 1911 ( <i>Trematoda</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	413-428
N° 16.	BASSAND, Denis. Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (= <i>Z. diniana</i> ord.) ( <i>Lepidoptera: Tortricidae</i> ). Avec 63 figures dans le texte . . . . .	429-542
N° 17.	FIORONI, Pio. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen <i>Nassa</i> -Arten . . . . .	543-568
N° 18.	SENGEL, P. Le développement de la peau et des phanères chez l'embryon de Poulet (Résumé) . . . . .	569-577
N° 19.	AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, A. ELBL et H. HOOGSTRAAL. A propos des Tiques de Suisse ( <i>Arachnoidea, Acarina, Ixodoidea</i> ) . . . . .	577-583
N° 20.	BINDER, E. Structure de l'organe sexuel frontal des <i>Gymnarion</i> des Monts Nimba. (Avec 10 figures dans le texte) . . . . .	584-593
N° 21.	FREYVOGEL, T. A. Der « Speiakt » von <i>Naja nigricollis</i> (Speikobra) . . . . .	593-594
N° 22.	KÄLIN, J. Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen) . . . . .	594-603
N° 23.	KRAPP, F. Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von <i>Spalax leucodon</i> (Nordmann, 1840) ( <i>Rodentia, Mammalia</i> ) . . . . .	604-609
N° 24.	LAMPEL, G. Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels ( <i>Homoptera, Aphidoidea</i> ). (Mit 1 Textabbildung) . . . . .	609-618
N° 25.	LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD. Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe <i>Leucophaea maderae</i> (F.). (Avec 1 figure dans le texte) . . . . .	618-623
N° 26.	MERMOD, C. Fluctuations d'une population de Mulots en 1964. (Avec 2 figures dans le texte) . . . . .	624-629
N° 27.	MEYER, D. und P. TARDENT. Über das Verhalten von <i>Spirostomum intermedium</i> ( <i>Spirotricha</i> ) in Kultur. (Mit 3 Textabbildungen) . . . . .	629-635
N° 28.	MEYLAN, A. Répartition géographique des races chromosomiques de <i>Sorex araneus</i> L. en Europe ( <i>Mamm.-Insectivora</i> ). (Avec 6 figures dans le texte) . . . . .	636-646
N° 29.	MÜLLER, F. Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den <i>Crocodylia</i> . (Mit einer Textabbildung) . . . . .	647-652
N° 30.	ORTOLANI, G. et F. VANDERHAEGHE. L'activation de l'œuf de <i>Xenopus laevis laevis</i> . . . . .	652-658
N° 31.	PORTMANN, A. Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren . . . . .	658-666
N° 32.	REIFF, M. Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten. (Mit 4 Textabbildungen) . . . . .	666-674
N° 33.	REYNAUD, J. et V. UEHLINGER. Une mutation létale récessive « yr » (yolk rectum) chez <i>Xenopus laevis</i> Daudin. (Avec 4 figures dans le texte) . . . . .	675-680
N° 34.	UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tailtip) chez <i>Xenopus laevis</i> D . . . . .	680-685
N° 35.	WILDERMUTH, H. und E. HADORN. Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalscheibe von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 4 Textabbildungen) . . . . .	686-694



PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3.	ARAINÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK  
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches.

Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

Tome 72

Fascicule 4 (Nos 36-44)

Décembre 1965

# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

---

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1965



# REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 72. En cours de publication

	Pages
N° 1. ASLING, C. Willet, Miriam E. SIMPSON and H. M. EVANS. Gigantism: its induction by growth hormone in the skeleton of intact and hypophysectomized rats, and its failure following thyroidectomy. With 18 text figures . . . . .	1-34
N° 2. DALQ, Albert-M. Informations complémentaires sur les sites de déphosphorylation de mononucléotides dans les œufs fixés de souris. Avec 1 figure dans le texte et 3 planches . . . . .	35-58
N° 3. GALLIEN, L., M. LABROUSSE, B. PICHERAL, J.-Cl. LACROIX. Modifications expérimentales du caryotype chez un Amphibien Urodèle ( <i>Pleurodeles waltlii</i> Michah.) par irradiation de l'œuf et la greffe nucléaire. Avec 11 figures dans le texte . . . . .	59-86
N° 4. GEIGY, R. et A. AESCHLIMANN. Etude comparative de la biologie de <i>Borrelia duttoni</i> et de <i>Borrelia tillae</i> . Avec 2 figures dans le texte . . . . .	87-98
N° 5. LIPSCHUTZ, Alexandre, Vera I. PANASEVICH, Humberto CERISOLA et Alicia ALVAREZ. Troubles hormonaux et tumorigénèse: tumeurs ovariennes expérimentales comme exemple. Les derniers progrès . . . . .	99-118
N° 6. MATTHEY, Robert. Le problème de la détermination du sexe chez <i>Acomys selousi</i> de Winton. Cytogénétique du genre <i>Acomys</i> ( <i>Rodentia-Murinae</i> ). Avec 31 figures dans le texte . . . . .	119-144
N° 7. MOSZKOWSKA, A. Quelques données nouvelles sur le mécanisme de l'antagonisme épiphyso-hypophysaire — rôle possible de la sérotonine et de la mélatonine. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte . . . . .	145-160
N° 8. PERRET, M. et H. HUGGEL. Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la Truite. Etude au contraste de phase. Avec 3 planches . . . . .	161-170
N° 9. PONSE, K. Carcinome virilisant de la surrénale chez une rate de souche Long-Evans (Berkeley). Avec 27 figures en 8 planches . . . . .	171-186
N° 10. PORTMANN, Adolf und Esther SANDMEIER. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähr-eiern bei <i>Buccinum</i> , <i>Murex</i> und <i>Nucella</i> ( <i>Gastrop. Prosobranchia</i> ) Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	187-204
N° 11. SCHOTTÉ, Oscar E. and Anne DROIN. The competence of Pituitaries and Limb Regeneration during Metamorphosis of <i>Triturus</i> ( <i>Diemyctilus</i> ) <i>viridescens</i> . With 7 figures . . . . .	205-224
N° 12. WOLFF, Etienne. Croissance embryonnaire et croissance cancéreuse en culture organotypique. Avec 8 figures dans le texte . . . . .	225-240
N° 13. ZALOKAR, Marko. Etudes de la formation de l'acide ribonucléique et des protéines chez les insectes. Avec 1 figure dans le texte et 6 planches . . . . .	241-262
N° 14. DURRER, Heinz. Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus ( <i>Pavo cristatus</i> L.). Mit 48 Textfiguren und 7 Tafeln . . . . .	263-412
N° 15. DUBOIS, Georges. Note sur les <i>Cyclocoelidae</i> Kossack, 1911 ( <i>Trematoda</i> ). Avec 5 figures dans le texte . . . . .	413-428

(Voir suite page 3 de la couverture)

## Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75.—

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

## Les Muridae de basse Côte-d'Ivoire <sup>1</sup>

par

**H. HEIM DE BALSAC ET V. AELLEN**

Avec 40 figures dans le texte.

Ce travail fait suite à celui que nous avons publié sur les *Soricidae* (1958). Aussi, nous dispenserons-nous de répéter ce que nous écrivions à propos des récoltes de petits Mammifères en Afrique occidentale et des caractères géographiques et climatiques de la région considérée. Rappelons seulement que les Rongeurs récoltés et étudiés ici proviennent de la zone forestière de la basse Côte-d'Ivoire, zone caractérisée au point de vue du climat par l'abondance et une longue durée des précipitations annuelles, par une régularité thermique et une absence de montagnes importantes.

Le matériel, qui comprend en tout 166 spécimens, provient de deux sources. D'une part, une collection a été réunie par l'un de nous (V.A.) en 1953 au Centre suisse de recherches scientifiques (CSRS), à Adiopodoumé, près d'Abidjan <sup>2</sup>. D'autre part, le professeur H. Huggel nous a très aimablement donné le matériel qu'il avait récolté en 1957, lorsqu'il était directeur du Centre suisse. Quelques spécimens du matériel Huggel avaient été envoyés vivants au professeur R. Matthey qui les a étudiés au point de vue chromosomique et qui nous les a remis par la suite. Malheureusement, ce matériel n'est pas étiqueté individuellement et son origine n'est pas précisée; une grande partie des animaux proviennent sans doute d'Adiopodoumé, mais certains ont été piégés dans les savanes du nord de la Côte-d'Ivoire.

<sup>1</sup> Manuscrit reçu le 29 mars 1965.

<sup>2</sup> Voyage subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche.



Tout le matériel étudié ici est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Sauf indication contraire, il est conservé en alcool.

Les localités d'où proviennent les Rongeurs récoltés par V.A. sont les suivantes (toutes de basse Côte-d'Ivoire):

Adiopodoumé	5° 19-21' N/4° 7-9' W
Cosrou	5° 19' N/4° 39' W
Ndzida	5° 19' N/5° 1' W
Yapo	5° 46' N/4° 7' W

La faune des *Muridae* de la Côte-d'Ivoire était restée pratiquement inconnue jusqu'il y a une dizaine d'années. Nous n'avons entrepris, en fait, que des recherches assez superficielles dans la littérature ancienne traitant des Mammifères de l'Afrique occidentale, et il est fort possible que quelques espèces signalées en Côte-d'Ivoire nous aient échappé. Mais cela ne modifierait pas le fait que c'est seulement par comparaison avec les listes faunistiques publiées des pays voisins, en particulier le Liberia et le Ghana, que l'on pouvait présumer la composition de la faune des *Muridae* de la Côte-d'Ivoire.

DELANOË (1915), dans un travail de parasitologie, donne les noms plus ou moins fantaisistes d'une série de Rongeurs provenant de Bouaké (en savane); on peut reconnaître au moins 5 Muridés: *Mus musculoides*, *Cricetomys gambianus*, *Arvicanthis* (= *Lemniscomys*) *barbarus*, *Arvicanthis niloticus* et *Mus coucha* (= *Mastomys natalensis*).

INGOLDBY (1929), en décrivant une nouvelle sous-espèce de *Myomys daltoni*, indique en passant qu'il a examiné au British Museum un spécimen de cette espèce provenant de la Côte-d'Ivoire.

PAULIAN (1947) semble être le premier à signaler *Cricetomys gambianus*<sup>1</sup> en forêt de basse Côte-d'Ivoire.

RAHM (1954), dans son guide biologique de la Côte-d'Ivoire, cite 7 Muridés d'une façon assez vague, sans donner de précisions de localités. Mais, dans un travail plus récent (1961), l'auteur donne quelques précisions. Avec ces deux travaux, on peut dresser la liste

<sup>1</sup> PETTER (1964) considère *Cricetomys* comme le type d'une sous-famille particulière des *Cricetidae*, les *Cricetomyinae*. Pour des raisons de commodité, nous traiterons ici *Cricetomys* comme un Muridé.

suivante: *Thamnomys*, *Dasymys*, *Lemniscomys barbarus* (savane), *Lemniscomys striatus* (Adiopodoumé), *Praomys t. tullbergi* (Adiopodoumé), *Mastomys*, *Lophuromys s. sikapusi* (Adiopodoumé), *Rattus rattus alexandrinus* (Adiopodoumé), *Cricetomys gambianus* (Adiopodoumé et Yapo).

BAER (1957), au cours d'un bref voyage en Côte-d'Ivoire, a l'occasion d'autopsier deux espèces de Muridés provenant d'Adiopodoumé: *Praomys tullbergi* et *Mastomys erythroleucus*.

HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1958), dans leur étude des Muridés du Nimba, citent incidemment quelques espèces en Côte-d'Ivoire, dont quelques-unes sont nouvelles pour le pays, en particulier *Oenomys hypoxanthus ornatus*, *Praomys jacksoni* (à Man), *Mus setulosus* (Dabou et Adiopodoumé).

MATTHEY (1958), en étudiant au point de vue chromosomique des Muridés envoyés de la Côte-d'Ivoire par H.J. Huggel (et identifiés par l'un de nous, V.A.), contribue à la connaissance des Rongeurs de ce pays et y fait connaître la présence d'une espèce non encore signalée: *Malacomys edwardsi*. Ce matériel étudié par MATTHEY est cité à nouveau dans le présent travail.

Enfin, tout récemment, MATTHEY (1964a et 1964b) cite *Myomys daltoni* une nouvelle fois en Côte-d'Ivoire, et précise la position taxonomique des petites Souris du sous-genre *Leggada*, de *Mus*. En provenance de la Côte-d'Ivoire, MATTHEY a étudié *Mus (Leggada) minutoides musculoides*, *M. (L.) minutoides* « ssp. 4 » et *M. (L.) setulosus*.

En résumé, c'est une quinzaine d'espèces de Muridés qui sont signalés jusqu'à présent un peu au hasard en Côte-d'Ivoire, souvent sans précision de localités, et dont quelques-unes ne se trouvent qu'en savane. Aucun travail, jusqu'à celui-ci, n'était consacré à la faune des Muridés de la Côte-d'Ivoire proprement dite. Cidessous, nous citons également quinze espèces dont quelques-unes sont nouvelles pour le pays, et une même, nouvelle pour la science.

Comme nous l'avons dit plus haut, la région prospectée est située entièrement dans la zone forestière de la basse côte, et si les espèces que nous avons trouvées ne comprennent pas la totalité de la faune de la région, elles donnent cependant une idée assez exacte et précise de la composition des Muridés des environs d'Adiopodoumé. Cette affirmation se trouve corroborée par deux faits. D'une part, les récoltes (par piégeages principalement) faites indépendamment

et à des époques différentes par l'un de nous et par H. Huggel renferment les mêmes espèces dans des proportions comparables, à cela près que le premier a pris en plus quelques formes arboricoles non obtenues par le second qui n'a piégé qu'au sol. D'autre part, dans une liste des Rongeurs nuisibles au palmier à huile, publiée en juin 1964 par le Laboratoire d'Ecologie des Mammifères et des Oiseaux de l'ORSTOM<sup>1</sup>, MM. L. BELLIER et ses collaborateurs indiquent aussi à Adiopodoumé (IDERT) les mêmes espèces (souvent seul le genre est précisé) que nous avons trouvées nous-mêmes; seul un Rat arboricole leur a échappé.

### ***Thamnomys rutilans* (Peters)**

*Mus rutilans* Peters, Mber. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 478, 1876.  
Limbaréni (= Lambaréné), Gabon.

Matériel: 1 spécimen, Yapo, 1.4.1953, n° 154 ♂ ad., capturé de nuit sur un buisson.

Coloration sur animal frais: dessus, pelage brun-jaunâtre (poils gris-ardoise à la base, jaunâtres au sommet) avec de longues jarres brun foncé. Dessous blanc crème. Couleurs du dos et du ventre nettement tranchées sur les flancs. Côtés de la tête et du cou jaune-doré. Dessus des pattes gris-jaunâtre.

Mensurations: en mm

long. tête et corps	125
queue (de l'anus)	185
patte post. (avec griffes)	27

La présence de *Thamnomys rutilans* a été signalée au Nimba par l'un de nous (HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, 1958). C'est le point extrême de propagation vers l'ouest, en l'état actuel de nos connaissances. L'existence de l'espèce près d'Adiopodoumé est donc normale, de même qu'au Ghana. Il se confirme toutefois que ce *Thamnomys* est beaucoup plus rare dans le bloc forestier occidental que dans le massif congolais. Il ne s'agit pas d'une défectuosité des moyens de capture vis-à-vis d'une espèce arboricole. En

<sup>1</sup> Cette publication parue sous forme polycopiée est un « Condensé du Compte rendu scientifique du Laboratoire pour l'année 1963 ».



effet, au Gabon, les pièges courants pour Muridés, disposés sur le sol ou à faible hauteur, ont fourni une récolte abondante de *Thamnomys* adultes et même des jeunes. L'arboricolisme, très net chez cette espèce, n'exclut pas une vive activité terrestre.

Il est encore impossible de conclure à une séparation raciale entre la population du bloc occidental et celle du centre africain. A l'ouest, la coloration rougeâtre de la face supérieure et des flancs semble plus prononcée; mais l'examen de la denture des individus jeunes montre une identité parfaite entre les sujets de l'ouest et ceux du Gabon. Les très nombreuses cuspides (principales et accessoires) caractéristiques du genre ne semblent pas devoir varier, même à la troisième molaire supérieure, qui, en raison de son involution chez les Muridés, est souvent fluctuante quant au nombre des cuspides accessoires.

C'est ici l'occasion de revenir sur la constitution complexe des molaires de *Thamnomys*, constitution intéressante en soi (évolution des cuspides chez les Muridés) et intéressante par rapport à celle de *Grammomys*.

En M<sup>1</sup>, chez *Thamnomys*, la première rangée de tubercules est conforme à ce que nous voyons chez tous les Muridés, l'individualisation des tuberculés restant de type moyen.

La deuxième rangée ne présente pas non plus de caractère spécial, quant aux tubercules T4, T5 et T6. Toutefois, de part et d'autre de cette rangée et en arrière d'elle, existent deux tubercules importants que l'on ne saurait considérer comme de simples verrues du bourrelet cingulaire, fluctuants selon les individus. Le tubercule interne est assimilable à T7, peu répandu chez les Muridés africains, mais classique néanmoins. Par contre, le tubercule externe, situé en arrière de T6, paraît tout à fait original. Il occupe la même place que T9 chez les autres Murinés, et à première vue on serait tenté de lui attribuer ce chiffre; mais il existe en arrière de lui un tubercule plus important encore et qui représente, semble-t-il, le véritable T9 des Murinés.

La discussion sur ce point reste ouverte, mais le fait subsiste de la présence de deux tubercules indépendants à l'angle postéro-externe de M<sup>1</sup>.

La morphologie de M<sup>2</sup> est plus intéressante encore: la première rangée de tubercules est anormale en ce sens que T1 est flanqué extérieurement d'un tubercule très nettement circonscrit, qui fait



défaut chez les Murinés africains. Parler d'un dédoublement de T1 est une formule vide de sens. Considérer ce tubercule comme un

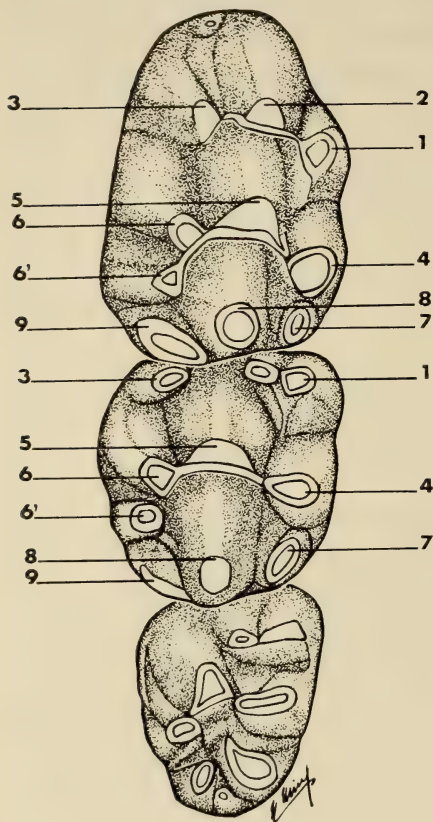


FIG. 1.

*Thamnomys rutilans* (Peters). N° 1375  
(Mus. Afr. Centr., Tervuren), Poko, Ouellé  
Congo-Léo. Denture jeune, molaires  
supérieures droites. Gross. env. 20 ×.

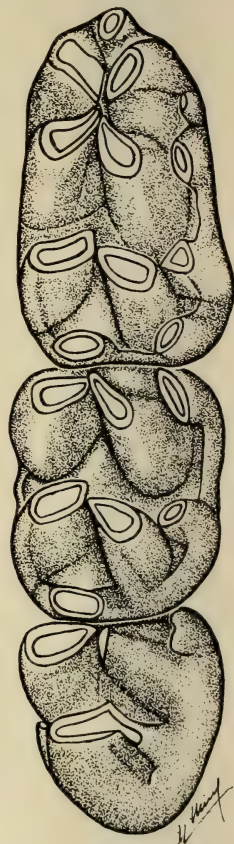


FIG. 2.

*Thamnomys rutilans*  
(Peters). N° 1375  
(Mus. Afr. Centr.,  
Tervuren), Poko,  
Ouellé, Congo-Léo.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

T2 vestigial (T2 est absent chez les Murinés, sans qu'on ait expliqué son mode de disparition) serait séduisant, mais sans doute téméraire.

La seconde rangée de  $M^2$  est normale. Mais, nous retrouvons à ses deux extrémités le même dispositif, c'est-à-dire un T7 interne et un T6 externe encore très développé. La singularité réside dans le fait que T9 est en voie de réduction, comme chez pas mal de Murinés. Plus curieuse est la connexion qui s'établit entre T8 et T6' par une sorte de crête (voir ci-dessous, à propos de *Grammomys*).

La morphologie de  $M^3$  montre à peu près la même complexité que les deux molaires précédentes, et cela en dépit d'une réduction indéniable. Le tubercule antéro-interne est flanqué extérieurement d'un tubercule sensiblement aussi développé que dans  $M^2$ . La même question subsiste quant à son interprétation. Le tubercule antéro-externe fait apparemment défaut; mais en fait, il semble absorbé dans l'énorme tubercule médian de la rangée moyenne. Ce dernier, par ses dimensions, son orientation et sa base qui forme l'angle antéro-externe, semble effectivement être la résultante d'une fusion.

Quant aux tubercules terminaux, ils donnent l'impression de représenter le T8 en dedans (peut-être T8+T7), le T6' en dehors et le T9 vestigial entre les deux. En tout cas, la  $M^3$  de *Thamnomys rutilans*, avec ses huit cuspidés indépendantes à ce stade, représente un record de conservatisme pour une dent en régression.

Les molaires inférieures sont beaucoup plus classiques. Le tubercule médian du lobe antérieur de  $M_1$  est bien représenté, mais pas plus important que chez d'autres Murinés. Le plus remarquable est l'alignement de quatre tubercules sur le bourrelet cingulaire externe. Le premier et le dernier manquent chez la plupart des Murinés; les deux autres, par contre, figurent dans la plupart des espèces, mais ils ne se voient qu'aux stades jeunes avant leur absorption (par usure mécanique, celle-là) avec les tubercules principaux.

La deuxième molaire est tout à fait classique; on remarquera seulement l'écartement et l'indépendance, à ce stade, des tubercules du bourrelet cingulaire externe.

La troisième molaire ne présente que deux complications: à l'angle antéro-externe, un vestige de tubercule cingulaire, et à l'angle postéro-interne, un minuscule tubercule peut-être pas constant.

COMPARAISON ENTRE LES DENTURES JEUNES DE *Thamnomys*  
ET *Grammomys*

La confrontation des dentures de *Thamnomys* et de *Grammomys* est doublement intéressante, comme nous le disions plus haut.

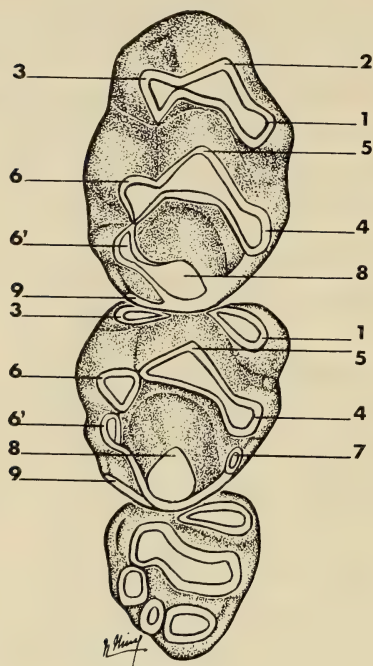


FIG. 3.

*Grammomys buntingi* (Thomas).  
♂ n° 5-16-524 (652) (IFAN),  
Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires supérieures  
droites. Gross. env. 20 ×.

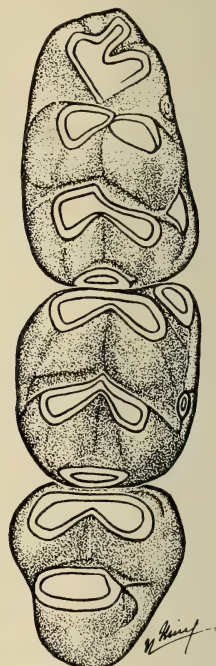


FIG. 4.

*Grammomys buntingi*  
(Thomas). ♂ n° 5-16-524  
(652) (IFAN),  
Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune,  
molaires inférieures  
droites. Gross. env. 20 ×.

*Grammomys* présente d'abord certaines simplifications par rapport à son voisin: c'est le début de l'évolution régressive qui conduira au type moyen courant des *Murinae*.

En M<sup>1</sup>, les modifications se produisent au niveau des tubercules T9 et T7. A la vérité, T6' montre un développement comparable à



celui de *Thamnomys*; s'il est plus largement rattaché à T8, c'est que le spécimen figuré est plus âgé que *Thamnomys* et qu'une usure mécanique s'est exercée.

La disparition de T9 est remarquable; ce tubercule, énorme chez *Thamnomys*, n'est plus ici qu'un bourrelet cingulaire, toutefois rattaché à T8. Ces différences portant sur T9 et T7 ont incité ELLERMAN (1941) à considérer *Thamnomys* et *Grammomys* comme de véritables genres particuliers. THOMAS (1915), au contraire, les considérait comme extrêmement voisins. C'est ce dernier qui semble avoir raison.

Si l'on examine, en effet, la deuxième molaire de *Grammomys*, on constate qu'elle est identique à son homologue chez *Thamnomys*: le tubercule T6' est aussi marqué chez l'un que chez l'autre, T9 est réduit à un bourrelet dans les deux cas, T7 a regressé par rapport à son homologue, mais il existe parfaitement. Dans une telle dent, nous ne voyons qu'une seule modification réelle: la disparition du tubercule énigmatique siégeant à côté de T1. Est-il incorporé à T1 à ce stade d'usure ou figure-t-il séparément à un stade plus jeune, c'est ce que nous ne pouvons préciser sur ce spécimen trop âgé.

Il subsiste évidemment la question de savoir lequel des deux tubercules T6' et T9 représente le véritable T9 des auteurs, et lequel des deux disparaît réellement dans la série des *Murinae*.

La troisième molaire montre un tubercule antéro-interne unique, mais qui a peut-être absorbé son voisin; son allongement transversal donnerait à le penser.

Les deux tubercules moyens sont coalescents du fait d'usure mécanique (sujet trop âgé). Les trois derniers, qui ont fait disparaître le quatrième, montrent un arrangement qui fait songer à celui de beaucoup de Murinés.

Les molaires inférieures ne montrent que quelques particularités par rapport à *Thamnomys*: les tubercules cingulaires externes tendent à disparaître sans être absorbés par les principaux, au moins en ce qui concerne le premier et le dernier de M<sub>1</sub>, le second de M<sub>2</sub>. La troisième molaire simplifie sa deuxième rangée de tubercules par absorption.

En conclusion, *Thamnomys* montre un maximum de tubercules et représente à notre sens un *Murinae* à denture encore peu évoluée. A partir de lui, et en passant par *Grammomys*, on pourrait suivre



l'évolution régressive qui aboutit aux types simplifiés, tels *Rattus* et surtout *Malacomys*.

Les différences entre *Thamnomys* et *Grammomys* sont plus légères que ne le pense ELLERMAN, et une séparation en sous-genres serait bien suffisante.

\* \* \*

Dans la collection des Muridés de basse Côte-d'Ivoire étudiés ici, de même que dans celle faite par le Dr Doucet au laboratoire français d'Adiopodoumé, nous n'avons pas trouvé de représentant du genre *Grammomys*. La forme *buntingi* Thomas, décrite du Libéria, est bien représentée dans le massif du Nimba, mais il est probable qu'elle ne s'étend pas aux associations forestières littorales, ou bien qu'elle reste localisée à l'extrémité occidentale du massif forestier éburnéen.

### ***Dasymys incomtus rufulus* Miller**

*Dasymys rufulus* Miller, Proc. Washington Acad. Sci. 2: 639, 1900.  
Mount Coffee, Liberia.

Matériel: 12 spécimens.

Adiopodoumé, 12.6.1953, n° 508 ♀ ad. (peau), capturée dans un pré avec deux jeunes (un conservé, n° 512) et portant 3 embryons avancés.

Adiopodoumé, 14.6.1953, n° 520 ♂ ad. (peau), capturé dans un piège en forêt, en bordure de la lagune.

Adiopodoumé, 4.8.1953, n° 690 ♀ ad.

Adiopodoumé, 1.1957, n° 864 et 865, 2 ♂♂ ad., leg. Huggel, étudiés par MATTHEY (1958) au point de vue chromosomique.

Basse Côte-d'Ivoire, 1957, 5 ♂♂ et 1 juv., matériel Huggel.

Coloration: dessus gris-brun (poils gris à la base, fauves au sommet); jarres renflées distalement gris clair à la base, noires au

renflement et parfois plus claires au sommet, présentes surtout le long du milieu du dos. Dessous gris (poils gris à la base, jaune paille au sommet). Côtés gris-jaunâtre. Pas de démarcation nette entre les couleurs du dos et du ventre.

Mensurations: en mm et g.

<i>Dasymys incommutus rufulus</i>	508 ♀	520 ♂	690 ♀	864 ♂	865 ♂	♂	♂	♂	♂	♂
Long. tête et corps . . .	141	140	153	132	143	140	155	158	158	153
Queue (del'anus)	146	147	150	138	—	145	—	145	154	157
Patte post. (avec griffes)	32	34	33	32,5	34,5	32	34	33	34,5	34
Poids . . .	105	72	92	—	—	—	—	—	—	—
				508 ♀		520 ♂		864 ♂		
Crâne, longueur totale <sup>1</sup> . . . .				34,4		33,2		34,5		
Longueur condylobasale . . . .				33		32,2		33,2		
Longueur palatale . . . . .				18,7		18,4		18,7		
Diastème . . . . .				9,3		9,1		9,3		
Longueur du foramen incisivum . . . .				7,6		7,5		7,6		
Longueur des os nasaux . . . .				12,9		12,9		13		
Largeur zygomatique . . . . .				17,4		18,5		17,5		
Largeur interorbitaire . . . . .				4,4		4,6		4,6		
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . . .				7,4		7,1		7		
Série des molaires sup. (alv.) . . . .				7,2		7		7,1		

<sup>1</sup> Pour les mesures craniennes, voir les directives données par HUSON (Zool. Bijdr. 5: 14, 1962).

Toutes les populations de *Dasymys* sont actuellement rapportées à une seule espèce. Certes, la plupart des races décrites et nommées semblent bien se substituer géographiquement les unes aux autres. Toutefois, deux formes différentes ont été décrites par THOMAS du même secteur géographique, la vallée de Mubuku sur le flanc oriental du Ruwenzori; mais il s'agit d'altitudes très différentes et par conséquent, ce cas représente également une substitution.

La forme d'Afrique occidentale, de la Sierra Leone au Nigeria, est *rufulus* Miller, dont la localité typique est au Liberia. Nos *Dasymys* y correspondent bien, tant par leur coloration que par



FIG. 5.

*Dasmys incommutus rufulus* Miller. ♀ ad. n° 508, Adiopodoumé.  
Phot. V. Aellen.

leurs dimensions, qui sont toutefois légèrement inférieures à celles de la série typique. On constate d'ailleurs une réduction de la taille des populations en allant de l'ouest vers l'est, pour les dimensions externes tout au moins:

<i>Dasmys incommutus rufulus</i>	Liberia MILLER, 1900	Côte-d'Ivoire	Ghana HAYMAN, 1935
Nombre de spécimens	4	10	3
Nombre de crânes . .	1	3	3
Longueur totale . . .	306,5	294,6	288,5
Queue . . . . .	153	147,7	135,5
Patte postérieure . . .	34	33,4	27,7
Crâne, longueur totale	35	34	35,7-36
Long. condylobasale .	34 <sup>1</sup>	32,8	35 -35,5
Série molaires sup. . .	7,4	7,1	7

<sup>1</sup> Mesure calculée sur la fig. 40.

**Lemniscomys striatus striatus** (Linné)

*Mus striatus* Linné, Syst. Nat. (10) 1: 62, 1758. Sierra Leone.

Matériel: 1 spécimen, Adiopodoumé, 2.6.1952, n° 610 juv., leg. U. Rahm.

Cette unique capture ne rend nullement compte de la densité réelle de l'espèce, même dans les formations forestières littorales.

**Hybomys trivirgatus trivirgatus** (Temminck)

*Mus trivirgatus* Temminck, Esquisses zool. Côte de Guinée: 159, 1853. Dabocrom, Ghana.

Matériel: 2 spécimens, étudiés par MATTHEY au point de vue chromosomique.

Côte-d'Ivoire, sans précision, 7.1957, n° 881 ♂ ad., leg. Huggel.

Côte-d'Ivoire, sans précision, 8.1957, n° 882 ♀ ad., leg. Huggel.

Coloration: les trois bandes dorsales longitudinales, très nettes sur le vivant, sont à peine apparentes chez les animaux conservés en alcool.

Mensurations: en mm.

<i>Hybomys t. trivirgatus</i>	881 ♂	882 ♀
Longueur tête et corps . . . . .	110	117
Queue (de l'anus) . . . . .	98	101
Patte postérieure (avec griffes) . . . . .	33	32
Crâne, longueur totale . . . . .	33,4	
Longueur condylobasale . . . . .	29,2	
Diastème . . . . .	8	
Longueur du foramen incisivum . . . . .	5,9	
Longueur des os nasaux . . . . .	13,5	
Largeur zygomatique . . . . .	15,8	
Largeur interorbitaire . . . . .	6,3	
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.) . . . . .	7	
Série des molaires supérieures (alv.) . . . . .	5,3	



Cette espèce est classique pour le bloc forestier occidental. Son aire de répartition s'étend de la Sierra Leone au fleuve Niger.

***Rattus (Rattus) rattus* (Linné)**

*Mus rattus* Linné, Syst. Nat. (10) 1: 61, 1758. Suède.

Matériel: 15 spécimens.

Adiopodoumé, 24.3.1953, n° 114 ♂ ad. (peau) et n° 118 juv., dans une maison.

Adiopodoumé, 2.4.1953, n° 165 ♂, dans une maison.

Cosrou, 22.4.1953, n° 301 ♀ et n° 302 ♂, dans une maison, leg. U. Rahm.

Adiopodoumé, 5.5.1953, n° 356 ♂.

Adiopodoumé, 7.5.1953, n° 394 ♂, dans une maison.

Adiopodoumé, 10.6.1953, n° 495 ♂ (peau), dans une maison.

Adiopodoumé, 30.6.1953, n° 593 ♂.

Adiopodoumé, 6.8.1953, n° 708 ♂ (peau).

Adiopodoumé, 6.1957, n° 873 ♀ immat., étudiée par MATTHEY au point de vue chromosomique.

Basse Côte-d'Ivoire, 1957, 2 ♂♂, 2 ♀♀, matériel Huggel.

Coloration: cette série de rats comprend plusieurs types de coloration, qui correspondent aux formes *rattus* (Linné, 1758) et *alexandrinus* (Geoffroy, 1803), avec des intermédiaires.

Type A: dessus gris très foncé, dessous gris foncé, sans ton roux, n° 495, 708, mat. Huggel 1 ♂, 2 ♀♀ = *rattus*.

Type B: dessus gris-brun assez clair, dessous crème, n° 114, 118, 356, etc. = *alexandrinus*.

Type C: dessus gris-brun plus ou moins rougeâtre, dessous gris-blanc à gris foncé, n° 301, 302, 394, etc. = *rattus/alexandrinus*.

Mensurations: pour une espèce aussi banale, nous nous bornons à donner seulement les moyennes et les extrêmes des adultes et les dimensions des spécimens dont le crâne a été extrait.

<i>Rattus rattus</i>	10 ♂♂ et 2 ♀♀ ad. moy.   extrêmes		114 ♂	495 ♂	593 ♂	708 ♂	873 ♀ imm.
Long. tête et corps	165	140-190	175	164	175	155	—
Queue . . . . .	193	155-215	215	187	195	155	158
Patte post. (avec griffes) . . . . .	34	31-37	35	—	33	31	30,5
Crâne, long. totale			—	37,5	—	35,2	33,6
Long. condylobas.			—	34,8	—	33	31
Larg. zygomatique			—	18,5	—	16,5	16,3
Larg. interorbit.			5,5	5,6	5,6	5,2	5,1
Sér. molaires sup. (alv.) . . . . .			7,2	7,3	6,9	6,9	6,8

Le Rat noir est signalé un peu partout en Afrique occidentale, même dans des villages assez retirés; mais, en ce qui concerne la basse Côte-d'Ivoire, et pour autant que les indications existent, il a toujours été pris dans des maisons, et non dans les pièges posés dans les prés et forêts des alentours.

### ***Rattus (Dephomys) defua* (Miller)**

*Mus defua* Miller, Proc. Washington Acad. Sci. 2: 635, 1900.  
Mount Coffee, Liberia.

Matériel: 2 spécimens.

Adiopodoumé, 17.5.1953, n° 423 ♂ immat. (peau), piégé dans forêt de bas-fond marécageux.

Adiopodoumé, 6.1957, n° 877 ♀ ad., étudiée par MATTHEY au point de vue chromosomique.

Coloration: dessus brun rougeâtre, dessous blanc-gris.

Mensurations: en mm.

<i>Rattus defua</i>	423 ♂ immat.	877 ♀ ad.
Longueur tête et corps . . . . .	104	120
Queue (de l'anus) . . . . .	150	175
Patte postérieure (avec griffes) . . . .	25	26,5
Crâne, longueur totale . . . . .	30,0	32,0
Longueur condylobasale . . . . .	26,1	27,9
Longueur palatale . . . . .	14,2	15,5
Diastème . . . . .	7,4	8,1
Longueur du foramen incisivum . . .	5,3	6,4
Longueur des os nasaux . . . . .	11,5	11,6
Largeur zygomatique . . . . .	14,7	16,2
Largeur interorbitaire . . . . .	5,0	5,5
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.) . . . . .	6,3	6,7
Série des molaires supérieures (alv.) .	5,4	5,6

Bien que non encore signalée en Côte-d'Ivoire, la présence de cette espèce à Adiopodoumé s'intègre parfaitement dans son aire de distribution géographique actuellement connue, qui comprend la Guinée, la Sierra Leone, le Libéria et le Ghana. C'est donc une aire relativement restreinte, limitée au bloc forestier occidental, qui n'atteint pas à l'est le couloir dahoméen.

Dans une étude antérieure, l'un de nous (HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, 1958) a indiqué les caractères externes permettant de distinguer *Dephomys* de *Thamnomys* et surtout de *Stochomys*. Il nous avait été impossible de comparer avec précision les caractères des dentures, car à l'époque il n'existait pas de sujets suffisamment jeunes de *Stochomys* dans les collections. La mission biologique du Gabon (CNRS), sous la direction de P. Grassé, a comblé cette lacune.

La denture de *Dephomys defua* diffère de celle de *Rattus rattus* à la fois par de petites complications et une curieuse simplification. Dans l'ordre des complications, il faut noter en M<sup>1</sup> un petit tubercule surnuméraire en avant de T1, mais surtout des tubercules internes et externes (T1-T3) qui semblent flanqués en arrière de tubercules accessoires en voie d'incorporation à ce stade; ce ne sont pas les nettes surfaces d'abrasion circulaire qui se voient chez *Rattus rattus*. Par contre, le tubercule postéro-externe T9, toujours

important chez les vrais *Rattus*, est en régression et se trouve à un stade intermédiaire entre un tubercule et un bourrelet cingulaire. Entre T4 et T8 existe une crête ou un bourrelet.

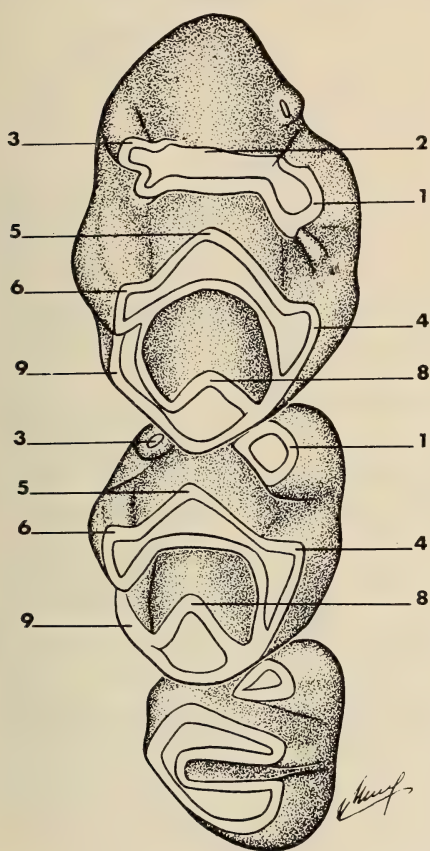


FIG. 6.

*Rattus (Dephomys) defua* (Miller). N° 21  
(coll. V. D. L.), Mt Nimba, Guinée, IX. 1946.  
Denture jeune, molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

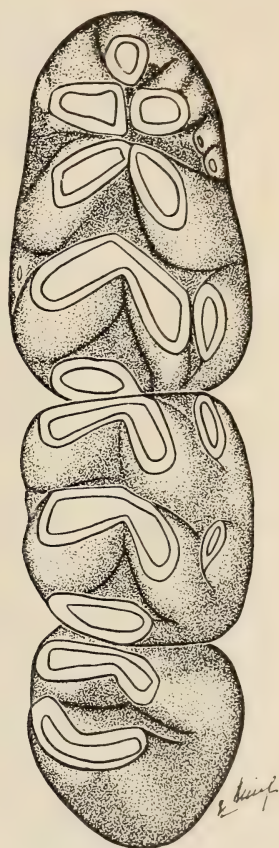


FIG. 7.

*Rattus (Dephomys) defua*  
(Miller). N° 21  
(coll. V.D.L.), Mt Nimba,  
Guinée, IX. 1946.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

A  $M^2$ , nous noterons la même régression de T9.  $M^3$  est classique. Aux molaires inférieures, il faut signaler à  $M^1$ , au lobe antérieur, un tubercule médian qui manque à beaucoup de *Rattus*, et de petits



tubercules (1 ou 2 selon les individus) cingulaires supplémentaires. Le tubercule postéro-externe est très gros pour un *Rattus*, de même qu'en  $M_2$ . Enfin,  $M_3$  montre une lamelle postérieure moins régressée que chez les vrais *Rattus*, et on y discerne encore les deux tubercules originels.

#### COMPARAISON ENTRE LES DENTURES JEUNES DE *Dephomys* ET *Stochomys*

La denture de *Stochomys* en période d'éruption est fort utile à comparer à celle de *Dephomys*. Nous y trouvons des différences flagrantes, intéressantes en tant que caractères différentiels et de diagnostic, mais aussi des particularités communes à l'un et à l'autre et qui s'écartent de celles des *Rattus* vrais. La différence de taille saute aux yeux. La première rangée de tubercules de  $M^1$  ne présente pas les irrégularités vues chez *Dephomys* (tubercules supplémentaires incorporés). L'alignement des tubercules est parfait, et cela également à la deuxième rangée et en  $M^2$ . Les surfaces d'usure sont ainsi parfaitement transversales et non en arc comme chez *Dephomys* et beaucoup de Muridés. C'est cette structure que THOMAS qualifie de « lamelleuse » dans les caractères particuliers du genre *Stochomys* invoqués par cet auteur (THOMAS, 1926). THOMAS n'avait disposé que de sujets adultes où la structure en lamelle est évidente; mais, c'est là le fait de l'abrasion mécanique. Au stade que nous figurons ici, seule l'« abrasion préalable » physiologique s'est pratiquement exercée, et la structure tuberculaire originelle est très apparente encore. C'est une différence importante par rapport à *Malacomys* au même stade, par exemple.

En commun avec *Dephomys*, nous voyons des tubercules T9 réduits à  $M^1$  et  $M^2$ , intermédiaires entre tubercule et bourrelet-crête; ce ne sont pas là des caractères de *Rattus*.

En  $M^2$ , remarquons que les tubercules T1 et T3 sont proportionnellement plus réduits que chez *Dephomys*.  $M^3$  se présente exactement comme son homologue chez *Dephomys*.

Aux molaires inférieures, les différences avec *Dephomys* vont l'emporter sur les ressemblances. Le lobe antérieur tricuspidé de  $M^1$  est très analogue à celui de *Dephomys*, mais le tubercule cingulaire externe est à peine indiqué. Les tubercules de première et deuxième rangée s'affrontent presque au lieu de former un angle.

C'est la réplique à l'alignement observé sur la molaire supérieure ( $M^1$ ). Mais, le fait le plus remarquable est la différence de taille des tubercules cingulaires externes. Important, élevé, chez *Dephomys*

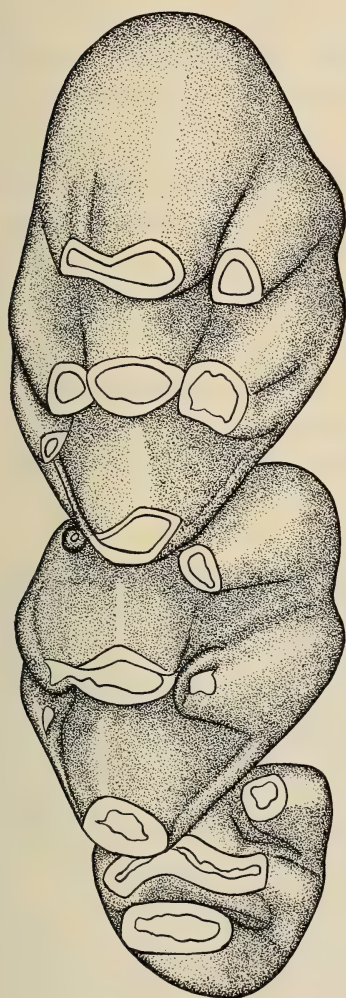


FIG. 8.

*Stochomys longicaudatus* (Tullberg).  
Makokou, Gabon. Denture jeune,  
molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

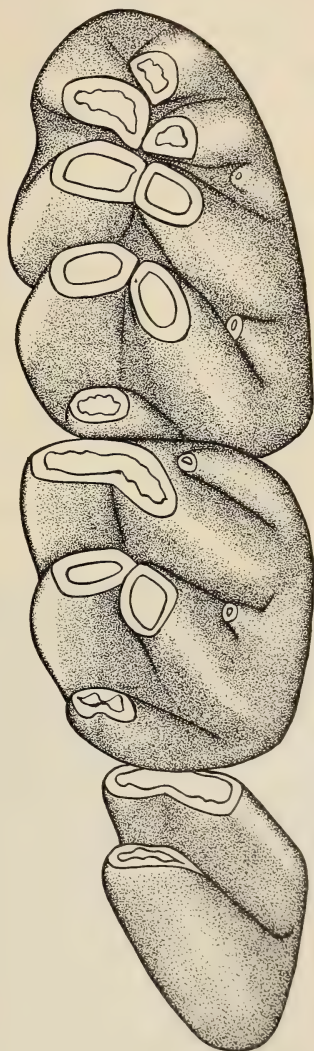


FIG. 9.

*Stochomys longicaudatus* (Tullberg).  
Makokou, Gabon. Denture jeune,  
molaires inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

en  $M_1$ , il sera rapidement incorporé par son voisin, et on peut dire que la lamelle ainsi formée comporte trois éléments originels comme chez beaucoup de Muridés. Au contraire, chez *Stochomys*, le tubercule en question est très réduit et très bas; il ne jouera pratiquement aucun rôle dans la constitution de la lamelle. Le même fait se reproduit à  $M_2$ . A la troisième molaire ( $M_3$ ), la seconde lamelle est plus réduite que chez *Dephomys* et ne laisse plus apparaître la double origine tuberculaire.

En résumé, *Dephomys* et *Stochomys* se trouvent sensiblement en marge et au même degré par rapport au groupe des véritables *Rattus*. Entre eux, ils présentent des ressemblances de pelage et de pilosité, une même réduction du tubercule T9, un même lobe antérieur tricuspidé à  $M_1$ . Ces caractères semblent plus importants que l'alignement des tubercules et que l'involution des cuspides cingulaires externes des molaires inférieures. Il n'est aucune raison valable de penser que les particularités dentaires communes aux deux espèces soient des convergences dues au même milieu forestier intertropical dont *Dephomys* et *Stochomys* sont, parmi les Muridés, des éléments très caractéristiques.

### ***Praomys tullbergi* (Thomas)**

*Mus tullbergi* Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (6) 13: 205, 1894.  
Ankobra River, Ghana.

Matériel: 67 spécimens.

Adiopodoumé, 17.3.1953, n° 80 ♂ juv. et n° 81 ♂ juv.

Adiopodoumé, 18.3.1953, n° 87 ♂ immat.

Adiopodoumé, 19.3.1953, n° 90 ♂ juv.

Adiopodoumé, 28.3.1953, n° 140 ♂ immat.

Adiopodoumé, 18.4.1953, n° 262 ♂ immat.

Adiopodoumé, 5.6.1953, n° 484 ♂ ad.

Adiopodoumé, 8.6.1953, n° 488 ♂ immat.

Adiopodoumé, 20.6.1953, n° 540 ♀ ad. (peau).

Adiopodoumé, 24.6.1953, n° 546 ♀ ad.

Adiopodoumé, 25.6.1953, n° 554 ♂ ad.

Adiopodoumé, 29.6.1953, n° 595 ♂ immat.

Adiopodoumé, 20.7.1953, n° 624 ♂ ad.

Adiopodoumé, 4.8.1953, n° 686 ♀ ad.



Adiopodoumé, 8.8.1953, n° 710 ♀ ad.

Adiopodoumé, 14.8.1953, n° 737 ♂ ad. et n° 738 ♀ ad.

Adiopodoumé, 18.8.1953, n° 747 ♂ juv.

Adiopodoumé, 1.1957, n° 868 ♀ immat., n° 870 ♂ immat.,  
n° 871 ♂ immat.

Adiopodoumé, 6.1957, n° 872 ♂ ad., n° 874 ♂ immat., n° 875 ♂  
ad., n° 876 ♂ ad., n° 878 ♂ ad., n° 879 ♂ ad.

Basse Côte-d'Ivoire, 1957, 40 spécimens, matériel Huggel.

Les *Praomys* n° 868 à 879 ont été étudiés par MATTHEY (1958)  
au point de vue chromosomique.

Coloration: varie assez peu chez nos spécimens. Dessus généralement gris-brun, plus ou moins rougeâtre, les poils étant gris-ardoise sur les  $\frac{2}{3}$  proximaux et brun-roux au sommet. Dessus de la tête et milieu du dos parfois un peu plus foncés: dessus de la tête et du cou noirâtre chez la ♀ 686. Teinte du dos passant à un brun-jaunâtre sur les flancs. Dessous variant du blanc pur au blanc-grisâtre, les poils étant alors gris à la base



Fig. 10.

*Praomys tullbergi* (Thomas), ♂ ad. n° 484, Adiopodoumé. — Phot. V. Aellen.



et blancs au sommet. Démarcation des tons entre flancs et ventre toujours très nette.

Mensurations: nous nous contenterons pour cette espèce banale d'indiquer les moyennes et extrêmes de 14 individus adultes et les mensurations complètes des *Praomys* adultes d'Adiopo-doumé dont le crâne a été extrait.

<i>Praomys tullbergi</i>	9 ♂♂, 5 ♀♀ ad.		484 ♂	540 ♀	872 ♂
	moy.	extrêmes			
Longueur tête et corps . . . . .	129,3	122-145	140	122	125
Queue . . . . .	147,2	134-162	158	153	147
Patte postérieure (avec griffes) . .	27,4	26-28	28	28	27,5
Crâne, longueur totale . . . . .			36,8	33,2	35,5
Longueur condylobasale . . . . .			34,5	30,8	32,2
Longueur palatale . . . . .			20,0	17,5	18,3
Diastème . . . . .			11,4	9,6	10,4
Longueur foramen incisivum . .			7,7	7,3	8,0
Longueur os nasaux . . . . .			13,8	13,3	13,0
Largeur zygomatique . . . . .			16,4	15,3	15,5
Largeur interorbitaire . . . . .			5,0	4,9	5,0
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . .			6,6	6,6	6,4
Série molaires supérieures (alv.) .			5,6	5,2	5,3

Le poids a été noté chez 3 ♂♂ adultes: 48 g (n° 624), 68 g (n° 484) et 72 g (n° 554).

PETTER (1965) vient de publier un intéressant article sur la systématique des *Praomys* sensu stricto<sup>1</sup> d'Afrique centrale. Les conclusions de l'auteur sont étayées par les analyses chromosomiques de MATTHEY et se résument ainsi: en République Centrafricaine existent deux espèces sympatriques, *P. jacksoni* (28 chromosomes, MATTHEY, 1959) et *P. morio* (42 chromosomes, MATTHEY inédit); en Afrique occidentale (Guinée, Côte-d'Ivoire), il n'y a qu'une seule espèce, *P. tullbergi* (34 chromosomes, MATTHEY, 1958).

Nous avons constaté (HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, 1958) qu'au Nimba se trouvaient deux types morphologiques ne différant

<sup>1</sup> Nous verrons plus loin (p. 718) que certains auteurs pensent devoir rapporter au seul genre *Praomys* de nombreuses espèces englobant les *Hylo-myscus* et les *Myomys* notamment.

guère que par la taille et la coloration; nous pensions qu'il pouvait s'agir de deux espèces sympatriques. Il serait désirable, pour élucider cette controverse, que l'analyse chromosomique soit faite sur plusieurs exemplaires de la région du Nimba. En effet, les formules établies par MATTHEY (1958) reposent seulement sur une série de spécimens provenant tous d'Adiopodoumé.

### Genre *Hylomyscus*

Avec les Rats du groupe *Hylomyscus*, nous abordons des Rongeurs qui méritent une considération particulière à divers égards. Ce sont les seuls Rats de l'ouest africain dont la systématique, au double rang générique et spécifique, reste encore obscure, et parmi lesquels on peut découvrir encore des espèces inédites.

Créé en tant que genre par THOMAS (1926), *Hylomyscus* est retenu comme sous-genre par ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et



FIG. 11.

*Hylomyscus aeta* (Thomas). ♂ n° 189, Makokou, Gabon, 1.IV.1962. Crâne, de dessus.

HAYMAN (1953), après force hésitations il est vrai. On pourrait discuter à perte de vue de la valeur intrinsèque du genre, du sous-genre et des autres coupures supraspécifiques. Dans le cas particulier, il y a sans doute un intérêt pratique plus qu'anatomique à

isoler sous forme de genre un groupe d'une demi-douzaine de Rats de faible taille, à pied court, à fentes incisives relativement brèves. C'est ce dernier caractère qui peut justifier au point de vue anatomique l'isolement d'*Hylomyscus* par rapport au groupe *Praomys-Myomys*.

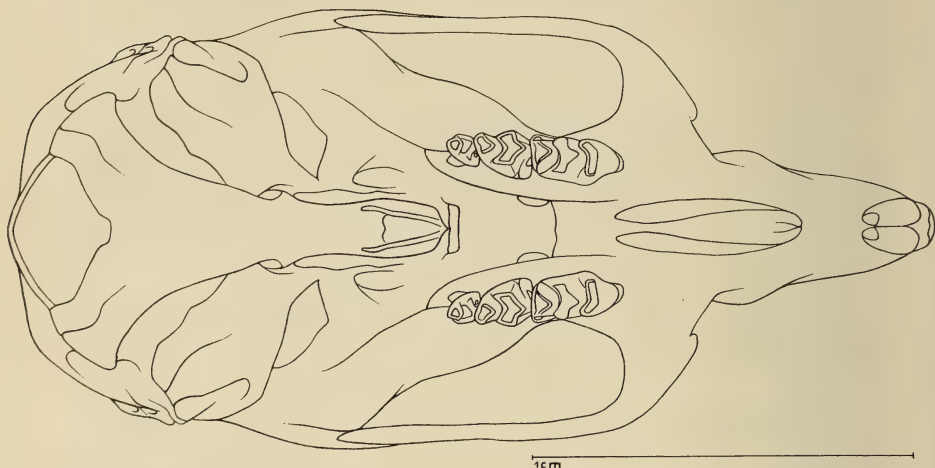


FIG. 12.

*Hylomyscus aeta* (Thomas). ♂ n° 189, Makokou, Gabon, 1.IV.1962. Crâne, de dessous.

Le nombre d'espèces d'*Hylomyscus*, c'est-à-dire de formes amixiques vivant côte à côte, restait jusqu'ici fort incertain. Les auteurs les plus modernes (ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN), simplificateurs et rassembleurs comme il se doit, rejettent *H. denniae* parmi les *Praomys*, et ne reconnaissent que trois espèces, *H. alleni* (y compris *stella*, etc.), *H. carillus* (y compris *aeta*) et *H. delectorum* (compris antérieurement dans *Praomys*). ALLEN (1939), dans sa checklist, admettait quatre espèces (en y comprenant *denniae*) se subdivisant chacune en plusieurs sous-espèces.

Les collections françaises réunies récemment dans le bloc forestier occidental d'une part, et d'autre part au Gabon, nous permettent d'ores et déjà des conclusions bien plus justifiées que celles de nos prédécesseurs: c'est ALLEN (1939) qui s'est le plus approché de la réalité.

Effectivement, *denniae*, par son pied court et son massif facial non étiré, s'inscrit parmi les *Hylomyscus*, bien plutôt que dans le groupe *Praomys-Myomys*. D'autre part, trois formes différentes peuvent vivre côte à côte dans les mêmes biotopes au Gabon (Makokou et Belinga, par exemple). L'une d'entre elles est bien caractérisée par ses crêtes susorbitaires et les dimensions de ses rangées dentaires; elle répond à *Hylomyscus aeta* (Thomas) décrit de Bityé, Cameroun, à quelque 300 km au nord de Makokou. Les deux autres formes sont très voisines l'une de l'autre au point que les auteurs les considèrent tantôt comme des races géographiques, tantôt comme des synonymes. L'une fut décrite de Fernando Poo par WATERHOUSE sous le nom de *Mus alleni*, l'autre par THOMAS sous le vocable *Epimys stella*, terra typica: forêt de l'Ituri (mais aussi présent dans le sud du Cameroun à Efulen et Bitye où est signalé *aeta*). THOMAS (1911) considère *stella* comme le représentant continental de *alleni*, et il distingue les deux formes par la brièveté du rostre, plus prononcée chez *alleni*. Mais un autre caractère s'ajoute à celui-ci, s'il n'en est pas le corollaire: une légère proodontie des incisives supérieures chez *alleni*.

De tels caractères anatomiques s'avèrent-ils d'ordre spécifique ou simplement géographique et racial? Pour trancher ce problème de taxonomie, il fallait assortir la morphologie d'autres critères: amixie, cohabitation, distribution géographique générale. La Mission Biologique au Gabon d'une part, les recherches d'EISEN-TRAUT d'autre part, apportent les précisions désirables.

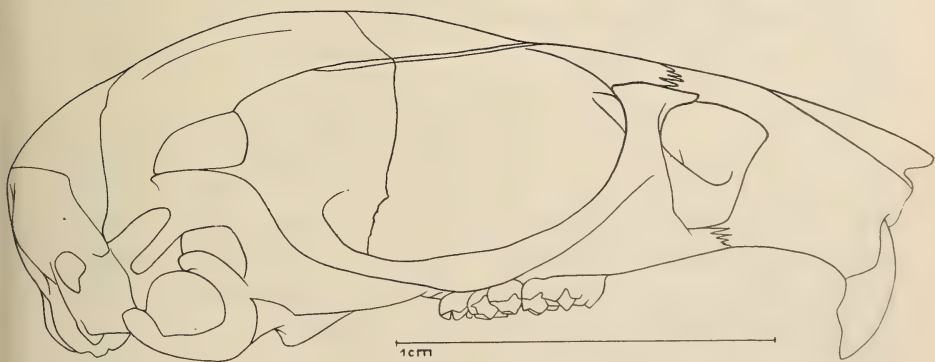


FIG. 13.

*Hylomyscus aeta* (Thomas). ♂ n° 189, Makokou, Gabon, 1.IV.1962. Crâne, de profil.



La grande série d'*Hylomyscus* récoltés au Gabon montre que les deux types morphologiques cohabitent dans les mêmes biotopes à Makokou et à Belinga. La série recueillie par EISENTRAUT à Muelin, au pied du Mont Cameroun (600 m), nous permet de retrouver là les deux mêmes types morphologiques associés. Enfin, à Fernando Poo, une forme à rostre court et proodonte, très individualisée, cohabite avec une autre forme du type *stella*. Par contre, dans le

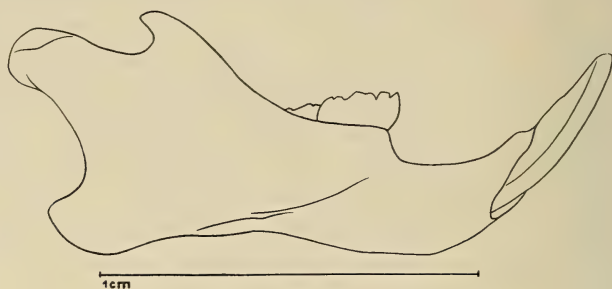


FIG. 14.

*Hylomyscus aeta* (Thomas). ♂ n° 189, Makokou, Gabon, 1.IV.1962. Mandibule, de profil.

bloc forestier occidental, qui constitue la limite d'extension à l'ouest des *Hylomyscus*, nous n'avons trouvé jusqu'ici (Côte-d'Ivoire et haute Guinée-Nimba) que le type morphologique à rostre bref et à incisives proodontes. Cohabitation des deux formes d'une part dans le bloc central congolais, présence d'une seule de ces formes dans le bloc occidental guinéen, plaident en faveur d'une dualité spécifique, bien plus que de fluctuations morphologiques dans le cadre d'une même espèce.

Par ailleurs, les recherches d'EISENTRAUT à Fernando Poo soulèvent une question de nomenclature. Jusqu'ici, on croyait à l'existence d'une seule forme dans cette île. Or, nous savons, à titre officieux, que plusieurs formes d'*Hylomyscus* vivent à Fernando Poo. Comme le type de WATERHOUSE (*alleni*) est représenté par un animal encore très jeune, il est présomptueux de vouloir le rapporter à tel ou tel type précis. Personnellement, nous préférons rejeter le terme *alleni* et employer celui qui a été donné à la forme à rostre court du bloc forestier occidental: *Hylomyscus simus* Allen et Coolidge.

Il convient encore d'ajouter à ces quatre espèces<sup>1</sup>, trois autres types spécifiques inédits, l'un pour le bloc forestier guinéen (voir ci-dessous, p. 727), les autres pour le bloc forestier congolais. Enfin,

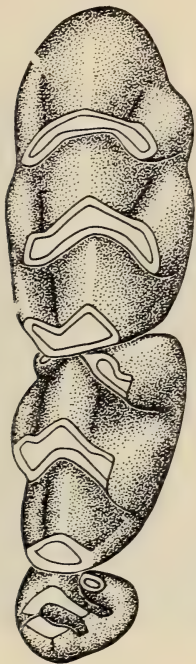


FIG. 15.

*Hylomyscus aeta*  
(Thomas).  
Makokou, Gabon.  
Denture jeune,  
molaires supérieures  
droites.  
Gross. env. 20 ×.

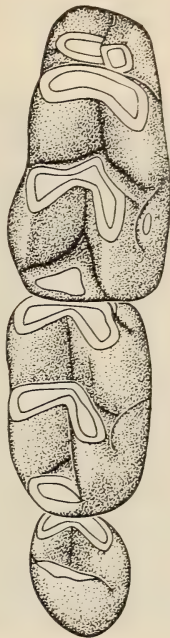


FIG. 16.

*Hylomyscus aeta*  
(Thomas).  
Makokou, Gabon.  
Denture jeune,  
molaires inférieures  
droites.  
Gross. env. 20 ×.

des formes telles que *Epimys delectorum* Thomas et d'autres, inédites, viendront peut-être augmenter encore le nombre des espèces d'*Hylomyscus*. Ainsi, le groupe *Hylomyscus*, avec sa demi-douzaine d'espèces distinctes, mérite-t-il sans doute d'être considéré comme une entité parmi les *Rattus sensu lato*.

<sup>1</sup> En résumé: *denniae*, *aeta*, *simus (alleni)* et *stella*.

***Hylomyscus simus* Allen et Coolidge**

*Hylomyscus alleni simus* Allen et Coolidge, in R.P. Strong: The African Republic of Liberia and the Belgian Congo 2: 599, 1930. Merikay, Liberia.



FIG. 17.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. ♂ ad. n° 814, Adiopodoumé. Phot. V. Aellen.

Matériel: 6 spécimens.

Adiopodoumé, 4.5.1953, n° 335 ♀ immat.

Adiopodoumé, 4.8.1953, n° 682 ♀ ad., n° 683 ♀ ad., n° 684 ♂ juv., capturés ensemble dans un trou d'arbre, à 10-12 m de hauteur. Il y avait encore environ 8 autres jeunes qui se sont échappés.

Adiopodoumé, 7.8.1953, n° 696 ♂ immat.

Adiopodoumé, 24.8.1953, n° 814 ♂ ad.

Coloration: semblable à celle de *Praomys tullbergi*, mais le dessous peut être chamois (n° 814) et la démarcation entre les tons des flancs et du ventre est moins nette.

Mensurations: en mm.

<i>Hylomyscus simus</i>	335 ♀ immat.	682 ♀	683 ♀	684 ♂ juv.	814 ♂
Longueur tête et corps . . . . .	75	90	100	70	98
Queue (de l'anus) . . . . .	116	120	130	92	120
Patte postérieure (avec griffes) . . . . .	19	19	20	18,5	20
Crâne, longueur totale . . . . .			24,3		24,3
Longueur condylobasale . . . . .			23,1		23,3
Longueur palatale . . . . .			12,0		12,0
Diastrème . . . . .			6,7		6,9
Longueur du foramen incisivum . . . . .			4,5		4,5
Longueur des os nasaux . . . . .			8,5		7,3
Largeur zygomatique . . . . .			12,7		12,2
Largeur interorbitaire . . . . .			4,7		4,0
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . . . .			5,1		4,8
Série des molaires supérieures (alv.) . . . . .			3,8		3,9

Les ♀♀ adultes 682 et 683 étaient allaitantes et présentaient 4 paires de mamelles en 2 groupes: 2 paires pectorales et 2 paires inguinales. Cette disposition est déjà signalée dans la description originale de *simus*. En outre, la ♀ 683 portait 3 embryons.

*Hylomyscus simus* est à notre sens la seule, parmi les formes jusqu'ici connues, à occuper le bloc forestier occidental, tout au moins la Côte-d'Ivoire, le Libéria et la haute Guinée (Nimba).

Rien ne prouve que les *Hylomyscus stella* signalés au Ghana (INGOLDBY, 1929) et en Sierra Leone (ROSEVEAR, 1950) répondent réellement au type morphologique défini par le rostre allongé et les incisives supérieures opisthodontes.

Nous avons vu plus haut que le type morphologique *simus* (*alleni*) se retrouvait au pied du Mont Cameroun et plus à l'est au moins jusqu'à Belinga, c'est-à-dire près de la frontière du Congo. Le long de la côte atlantique, *simus* descendrait jusqu'à l'Angola (*H. carillus* (Thom.))? Dans le bloc forestier occidental, *H. simus* paraît largement distribué et plus abondant que ne le laissent supposer les auteurs. L'expédition Harvard au Libéria (ALLEN et COOLIDGE, 1930) n'avait recueilli que quelques unités; au Ghana, on ne le connaît que du district d'Oda (CANSDALE, 1948). Les récoltes suisses et françaises, effectuées à Adiopodoumé, à Lamto <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Lamto: basse Côte-d'Ivoire, sur le Bandama, à 30 km au NW de Tiassalé.



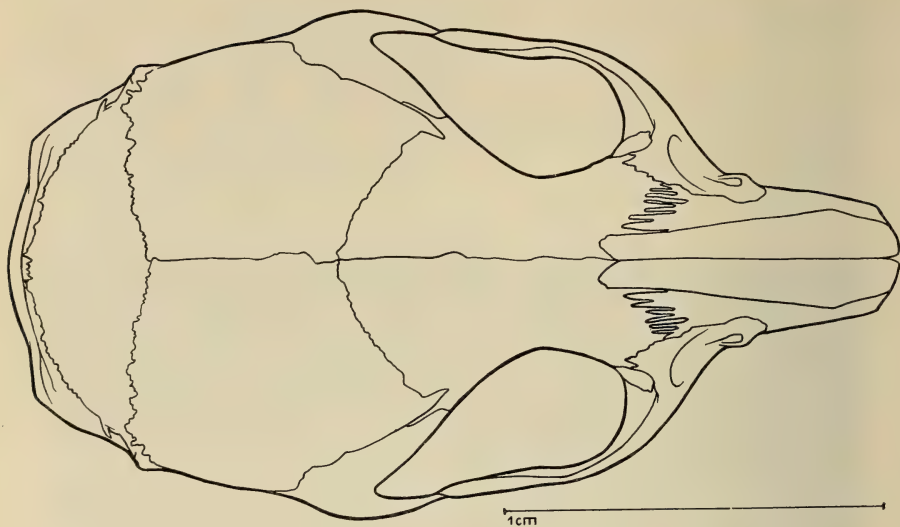


FIG. 18.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 50, Nzo, Mt Nimba, Guinée, 11.X.1956.  
Crâne, de dessus.

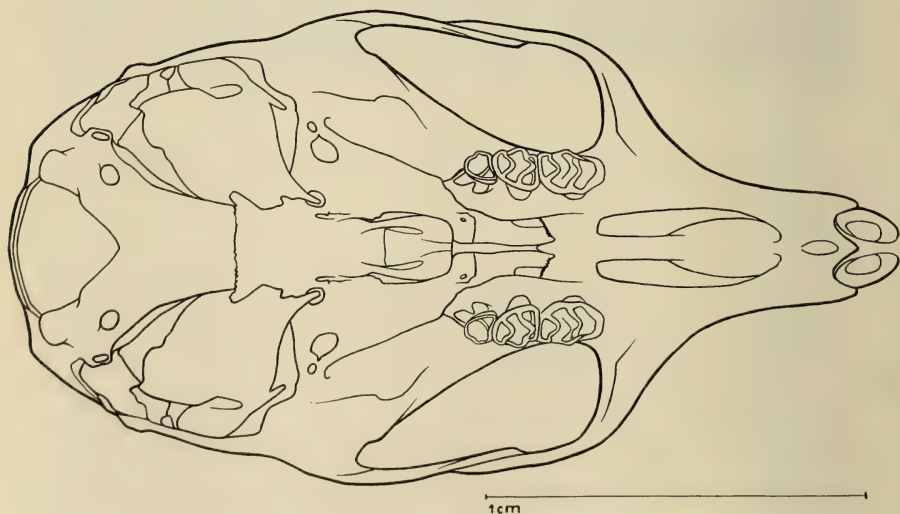


FIG. 19.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 50, Nzo, Mt Nimba, Guinée, 11.X.1956.  
Crâne, de dessous.

et au Nimba, montrent par contre que *H. simus* est beaucoup plus répandu que prévu. Il est vrai que les recherches effectuées à Lamto et au Nimba ont porté spécialement sur les trous d'arbres

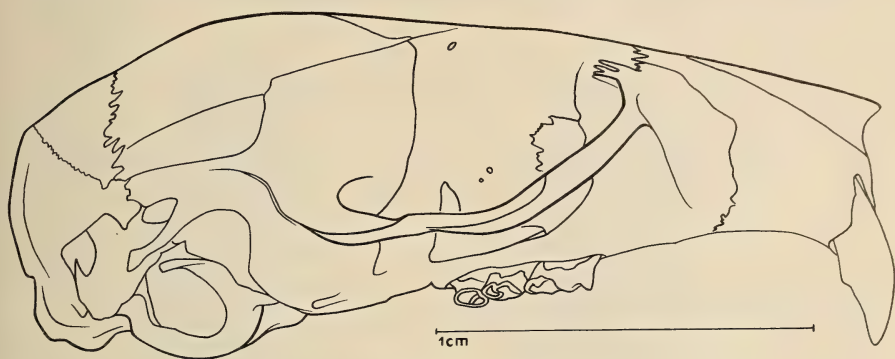


FIG. 20.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 50, Nzo, Mt Nimba, Guinée, 11.X.1956.  
Crâne, de profil.

et le pourcentage des captures s'est montré de ce fait très différent de celui résultant des piégeages au sol.

Cette constatation nous amène à examiner le comportement de *H. simus*. Les *Hylomyscus* sont considérés depuis longtemps comme

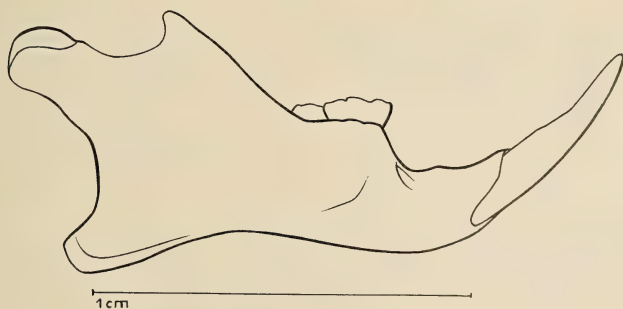


FIG. 21.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 50, Nzo, Mt Nimba, Guinée, 11.X.1956. Mandibule, de profil.

des arboricoles caractérisés. La morphologie du pied, court et large, opposée à celle des Muridés les plus voisins (*Praomys* et

*Myomys*), a conduit à cette interprétation, bien plus que l'observation directe. Mais il faut reconnaître que la prospection systématique des cavités d'arbres à Lamto, au Nimba et également au Gabon, a confirmé exactement cette hypothèse. La constatation,

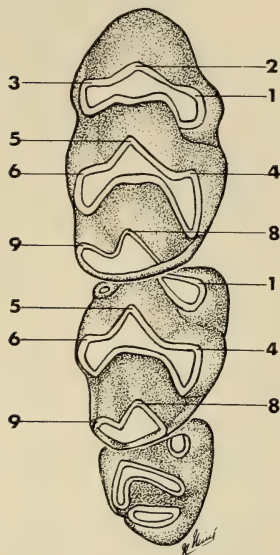


FIG. 22.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 6388, Mt Nimba, Guinée. Denture jeune, molaires supérieures droites. Gross. env. 20 ×.

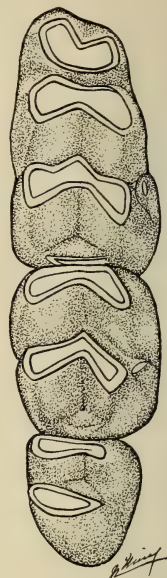


FIG. 23.

*Hylomyscus simus* Allen et Coolidge. N° 6388, Mt Nimba, Guinée. Denture jeune, molaires inférieures droites. Gross. env. 20 ×.

relatée ci-dessus, d'une mise bas de deux femelles dans une cavité située à 10-12 m au-dessus du sol, est particulièrement remarquable. Le même cas s'est reproduit à Lamto, et de telles observations sont plus pertinentes que celles effectuées dans les trous de bananiers, obligatoirement à faible hauteur, où peuvent se rencontrer des espèces essentiellement terrestres telles que *Lemniscomys* et surtout des Soricidés, fuyant l'humidité excessive du sol. Il ne faudrait toutefois pas exagérer l'importance de la morphologie dans le comportement de l'animal. Ne voyons-nous pas en Europe

les mulots (*Apodemus*), qui montrent des pieds très allongés de sauteurs (et qui sautent effectivement), se comporter comme des arboricoles confirmés, recherchant les trous d'arbre et grimpant dans les nids d'écureuils ou d'oiseaux jusqu'à une grande hauteur?

### ***Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen**

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen, Biol. gabon. 1 (2): 175, 1965. Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire.

Matériel: 2 spécimens.

Adiopodoumé, 13.4.1953, n° 221 ♀ ad., tirée de nuit sur un arbre à 3 m environ de hauteur. Type de l'espèce, Muséum Genève, n° 1070.55.

Adiopodoumé, 30.5.1953, n° 489 ♂ n'ayant pas tout à fait atteint sa taille définitive, mais assez jeune encore pour montrer des caractères dentaires nets; capturé dans le laboratoire français (IDERT), leg. Cachan. Paratype, Muséum Genève, n° 1070.56.

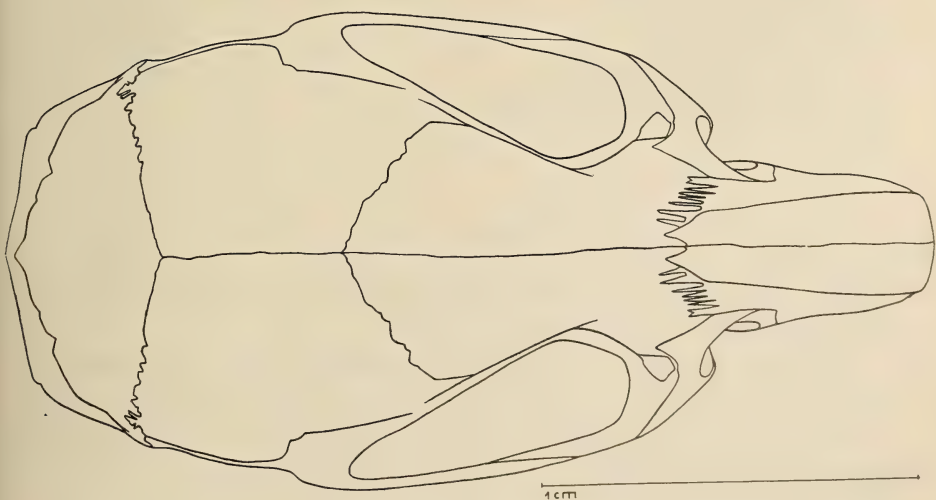


FIG. 24.

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen. Type ♀ ad. n° 221, Adiopodoumé. Crâne, de dessus.



Coloration: face supérieure, du rhinarium à la base de la queue, de teinte jaune roussâtre mélangé de gris. Face inférieure, des lèvres à la base de la queue, d'un blanc pur, les poils ne présentant pas de teinte grise à leur base. La couleur blanche s'étend à la face interne des membres, aux mains et aux poignets, à la moitié des avant-bras, au dessus des pieds. La teinte blanche des joues remonte très près du bord palpébral, ne laissant subsister qu'un liseré roussâtre soulignant l'œil.

Mensurations: en mm.

<i>Hylomyscus bæri</i>	221 type ♀ ad.	489 paratype ♂ immat.
Longueur tête et corps . . . . .	88	80
Queue (de l'anus) . . . . .	110	92
Patte postérieure (avec griffes) . . . . .	20	19
Crâne, longueur totale . . . . .	24,4	24,2
Longueur condylobasale . . . . .	23,5	21,3
Longueur palatale . . . . .	12,9	11,9
Diastème . . . . .	7,0	6,2
Longueur du foramen incisivum . . . . .	4,1	4,1
Longueur des os nasaux . . . . .	8,0	7,2
Largeur zygomatique . . . . .	12,9	11,8
Largeur interorbitaire . . . . .	4,3	4,3
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . . . .	5,3	5,3
Série des molaires supérieures (alv.) . . . . .	4,2	4,3
Série des molaires inférieures (alv.) . . . . .	4,5	4,5

La queue est de même longueur que chez *simus*, *stella* et *aeta*; l'extrémité (distale) est revêtue d'un manchon de poils légers comme chez *aeta*. Le pavillon de l'oreille est un peu moins développé en longueur et en largeur que chez *simus*.

Le pied et la main sont de longueur et de largeur supérieures à celles de *simus*, *stella* et *aeta* (environ comme chez *denniae*), sans toutefois atteindre le développement observé chez les *Praomys*, sensu stricto. Les doigts des mains et pieds, ainsi que les pelotes carpiennes et tarsiennes, sont de mêmes proportions que chez les autres *Hylomyscus*, avec les dimensions de *H. denniae*.

Crâne: le crâne de *H. bæri* montre une taille légèrement supérieure à celle de *simus* et qui le rapproche au maximum de

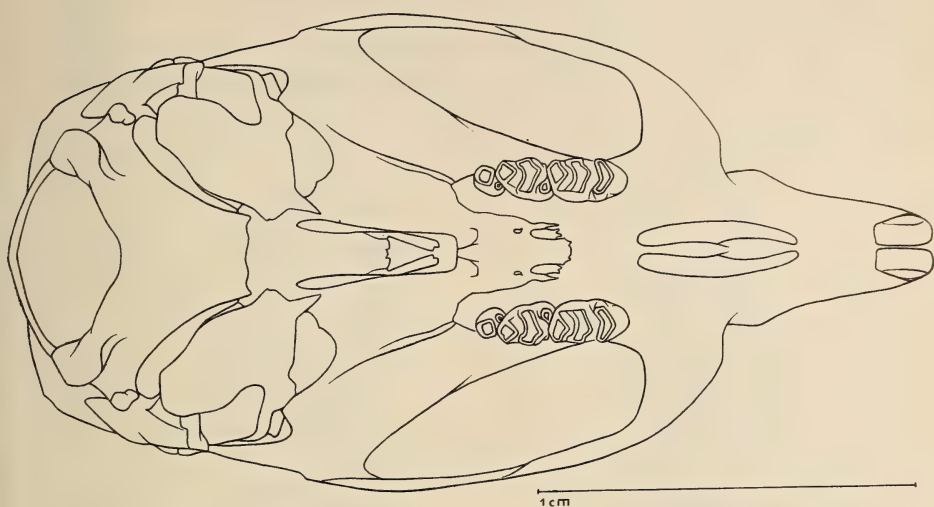


FIG. 25.

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen. Type ♀ ad. n° 221, Adiopodoumé.  
Crâne, de dessous.

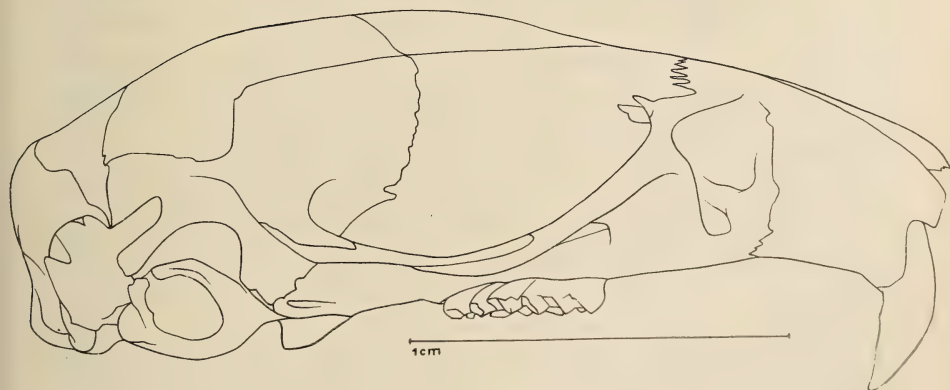


FIG. 26.

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen. Type ♀ ad. n° 221, Adiopodoumé.  
Crâne, de profil.

celle de *aeta* (du moins de la forme typique des basses altitudes du Cameroun et du Gabon).

Face supérieure: le massif facial (rostre) est court comme chez *aeta*; les nasaux, chez ces deux espèces, ne dépassent pas en arrière la suture fronto-maxillaire, c'est-à-dire, qu'ils s'arrêtent au niveau des lacrymaux. Chez *simus*, le rostre est également bref, mais les



FIG. 27.

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen. Type ♀ ad. n° 221, Adiopodoumé. Mandibule, de profil.

nasaux sont plus longs que chez les précédents, leur extrémité postérieure dépassant la suture fronto-maxillaire. Les orbites de *H. baeri* sont de même longueur que celles de *aeta*, mais toutefois plus larges, car les crêtes sus-orbitaires sont normales et ne montrent pas les expansions latérales caractéristiques de *aeta*. En conséquence, la largeur interorbitaire est bien moindre chez *baeri* que chez *aeta*. Chez *simus*, les orbites sont plus courtes et légèrement plus larges que chez *baeri*, du fait d'un écartement plus prononcé des zygoma. Les arcades zygomatiques de *baeri* sont plus grêles que celles d'*aeta* et analogues à celles de *simus*; chez *aeta*, elles descendent au niveau du collet des molaires, chez *baeri*, elles restent au-dessus et chez *simus* elles sont encore plus haut. Les pariétaux et les interpariétaux sont très semblables chez *baeri* et *aeta*.

Face inférieure: les caractères différentiels sont les suivants: fentes incisives plus courtes chez *baeri* que chez *aeta* et *simus*; basioccipital un peu plus large chez *baeri* que chez *aeta* et *simus*. Foramen magnum plus grand que chez *aeta* et *simus*, de forme plutôt triangulaire comme chez *simus*.

Denture : incisives supérieures très légèrement opisthodontes. Rangées molaires : plus longues et plus larges que chez *simus*, très comparables en volume à celles de *aeta* et *denniae*; aucune confusion n'est possible avec *simus* et *stella*.

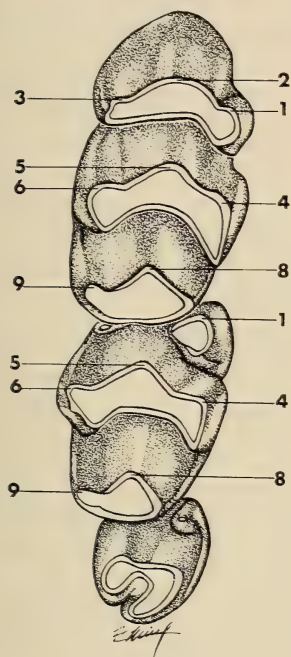


FIG. 28.

*Hylomyscus baeri* Heim de Balsac et Aellen.  
Paratype ♂ immat. n° 489,  
Adiopodoumé. Denture,  
molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

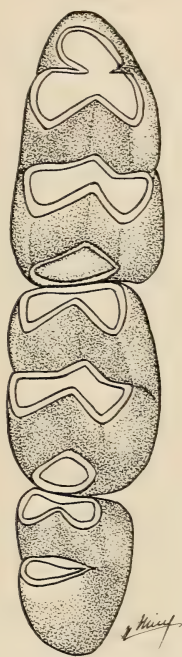


FIG. 29.

*Hylomyscus baeri*  
Heim de Balsac et Aellen. Paratype  
♂ immat. n° 489,  
Adiopodoumé. Denture,  
molaires inférieures  
droites.  
Gross. env. 20 ×.

Molaires supérieures: tubercules de la rangée interne (T1, T4) en M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> légèrement plus saillants que chez *aeta* et *denniae*. Tubercules de la rangée externe: T3 légèrement plus saillant en M<sup>1</sup> que chez les autres espèces, atténué en M<sup>2</sup>; T9 moins réduit que chez *aeta* et *denniae* en M<sup>2</sup>. M<sup>3</sup> comparable à celle de *denniae* par



son volume global, mais le tubercule antéro-interne est proportionnellement plus réduit que chez les deux autres espèces. Quant aux autres tubercules de  $M^3$ , leur formule de fusion semble différer de celle des autres *Hylomyscus*; mais le détail et le nombre initial de tubercules ne pourraient se voir qu'à un stade plus jeune.

Molaires inférieures:  $M_1$  d'un type aberrant, en ce que le lobe antérieur présente une surface d'abrasion trilobée et non pas quadrilobée. Le tubercule antéro-externe semble en effet faire défaut. A ce stade d'usure, il est impossible d'affirmer que le tubercule n'ait aucune existence réelle, mais en tout cas il ne saurait être qu'extrêmement réduit, alors que chez les autres *Hylomyscus* (sauf une espèce inédite dont il n'y a pas lieu de parler davantage) et les *Rattus* en général, il est toujours important, ce qui donne cette surface d'abrasion quadrilobée.  $M_2$  ressemble à peu près exactement à celle de *denniae*, ainsi que  $M_3$ .

Discussion: la coloration entièrement blanche des parties inférieures, s'étendant aux joues, associée à des crêtes supra-orbitaires normales, à des fentes incisives courtes, et à un lobe antérieur de  $M_1$  simplifié, constituent des caractères différentiels essentiels par rapport à *aeta*, *simus*, *stella*. Les analogies de certains caractères avec ceux de *aeta* et *denniae* ne permettent nullement de considérer *baeri* comme une race occidentale de *aeta* ou de *denniae*.

L'un de nous (H. de B.) a confronté avec M. Hayman, au British Museum, les deux spécimens de *H. baeri* aux formes pouvant s'en rapprocher. Dans le tiroir où se trouvent en attente les spécimens non déterminés (« unnamed ») de *Thamnomys*, se trouve une peau sans crâne, provenant de la Côte-d'Ivoire, et correspondant à nos deux spécimens. Mais, la ressemblance d'une peau sèche (sans crâne) de *H. baeri* avec des *Thamnomys* ou *Grammomys* est assez grande, et en l'absence de denture, il est permis de rester perplexe.

L'existence de ces trois seuls spécimens en provenance de Côte-d'Ivoire ne permet pas d'envisager la distribution réelle de l'espèce, même dans le seul bloc forestier occidental.

La présence d'une espèce encore inédite d'*Hylomyscus* dans le bloc forestier occidental était tout à fait inattendue; elle montre bien à quel point la faunistique de l'Afrique en est encore à un stade peu avancé, à un stade d'inventaire.

**Mastomys erythroleucus** (Temminck)

*Mus erythroleucus* Temminck, Esquisses zool. Côte de Guinée: 160, 1853. « Guinée ».

Matériel: 11 spécimens.

Adiopodoumé, 21.3.1953, n° 93 ♂ ad.

Adiopodoumé, 1.1957, n° 861 ♂ ad., n° 862 ♀ immat., n° 863 ♀ immat., n° 867 ♂ immat., n° 869 ♂ juv., étudiés par MATTHEY (1958) au point de vue chromosomique.

Côte-d'Ivoire, sans précision, mais très probablement Adiopodoumé, 1957, 3 ♂♂ ad., 1 ♀ ad., 1 ♀ immat. matériel Huggel.

Coloration: tous nos spécimens correspondent au deuxième type précisé par PETTER (1957), c'est-à-dire à *erythroleucus*: la face ventrale n'est jamais blanche, elle est grise avec parfois un ton fauve.

Mensurations: nous n'indiquerons que celles des individus adultes.

<i>Mastomys erythroleucus</i>	93	861	Matériel Huggel			
	♂	♂	♂	♂	♂	♀
Longueur tête et corps . . .	118	125	120	125	135	120
Queue (de l'anus) . . . . .	118	—	113	124	116	104
Patte post. (avec griffes) . .	26	26,5	26	26	25	26
	861 ♂		867 ♂ immat.			
Crâne, longueur totale . . .	32,0		31,4			
Longueur condylobasale . . .	31,2		30,1			
Longueur palatale . . . . .	16,7		16,1			
Diastème . . . . .	8,8		8,6			
Longueur du foramen incisivum	7,7		7,7			
Longueur des os nasaux . . .	13,5		13,0			
Largeur zygomatique . . . . .	16,7		16,5			
Largeur interorbitaire . . . .	4,2		4,4			
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) .	6,7		6,4			
Série des molaires sup. (alv.) .	5,2		5,4			

Le Rat à mamelles multiples semble une espèce à peu près indifférente aux conditions écologiques, eu égard à sa distribution

générale en Afrique. Il est tout de même sensible à deux facteurs : la présence humaine d'une part, à laquelle il se montre préadapté, le milieu forestier primaire d'autre part, auquel il est inadapté. PERRET et AELLEN (1957) ne le signalent pas dans le Cameroun méridional forestier, et il est impossible de le rencontrer dans la sylvie gabonaise, pas plus à Makokou qu'à Belinga. *Mastomys* doit son abondance en bien des points du bloc forestier occidental à la présence de l'homme et surtout de ses activités. Son anthropophilie lui a permis ici de coloniser un milieu forestier qu'il n'habitait certainement pas à une date encore récente.

Nous ne reviendrons pas ici sur ce que nous écrivions antérieurement (HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, 1958) de la confusion qui règne quant au nombre de races, voire d'espèces, qui gravitent autour de l'ancien binome *Mastomys coucha*. Cependant, nous croyons pouvoir nommer le matériel de basse Côte-d'Ivoire *Mastomys erythroleucus*, en faisant confiance aux données de PETTER (1957) et de MATTHEY (1958). Ce dernier a établi, sur la base d'études chromosomiques, que le *Mastomys* de basse Côte-d'Ivoire est spécifiquement distinct du *natalensis* (= *coucha*) d'Afrique australe tout au moins.

PETTER (1957), et avant lui MONARD (1941), distingue dans diverses populations d'Afrique occidentale deux types morphologiques bien nets. L'un, relativement petit, a le dessous blanc et un nombre de mamelles variant de 5 à 7 paires, qui correspondrait à *natalensis* (y compris *gambianus*); l'autre, plus grand, a le dessous non blanc et plus de 6 paires de mamelles, ce serait *erythroleucus* (y compris *huberti*). Or, notre série de *Mastomys* est très homogène; ils sont relativement grands, le ventre n'est pas blanc et la seule ♀ adulte présente 10 paires de mamelles. Ce sont là tous les caractères de *erythroleucus*.

On ne trouverait donc en basse Côte-d'Ivoire qu'un seul type, alors qu'au Ghana sont signalés les deux espèces (sous les noms subsécifiques de *gambianus* et *huberti*, cf. CANSDALE, 1948), de même qu'en Guinée Portugaise où MONARD a bien observé les deux formes dans les mêmes localités (*gambianus* et *erythroleucus*). PETTER signale de tels cas de cohabitation dans le nord du Cameroun et dans la région du Bahr-el-Ghazal.

Toutefois, nous sommes frappés, dans l'ouest africain pour le moins, de la fixité de la morphologie des molaires. Qu'il s'agisse



de la population du Sénégal (Richard-Toll), de celles des îles Bis-sagos, de la Guinée Portugaise, de la région du Nimba, de basse Côte-d'Ivoire enfin, on retrouve toujours la même disposition

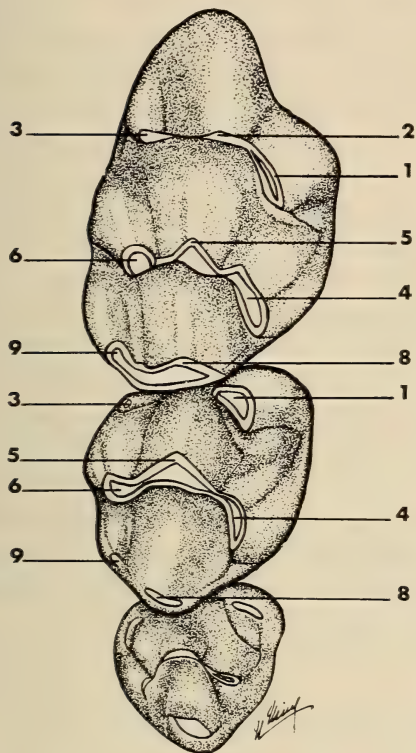


FIG. 30.

*Mastomys erythroleucus* (Temminck).  
Orango, îles Bissagos, Guinée Portugaise.  
Denture jeune, molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20  $\times$ .



FIG. 31.

*Mastomys erythroleucus*  
(Temminck). Orango,  
îles Bissagos, Guinée  
Portugaise.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20  $\times$ .

et les mêmes proportions entre les différents tubercules des rangées dentaires. En  $M^1$ , la décussation de T1 et de T4 reste exactement la même et place T1 au niveau de l'extrémité postérieure des fentes incisives. Il y a là un repère précis aussi bien chez les assez jeunes que chez les adultes. En  $M^2$ , le tubercule T3 reste soit un tubercule, à la vérité minuscule mais réel, soit un simple repli cingulaire qui



en est l'équivalent. Les tubercules T9 des deux premières molaires ne varient guère quant à leur volume.

Dans les différentes populations méridionales qui se rencontrent de la Côte-d'Ivoire à la Guinée Portugaise, on peut remarquer en M<sup>3</sup> la constance du mode de réduction des tubercules: l'antéro-interne reste volumineux et indépendant, l'antéro-externe est réduit à un repli angulaire. Les trois tubercules moyens (correspondants aux 4, 5 et 6 de M<sup>2</sup>), peu saillants, s'ordonnent en un arc de cercle parfait; réunis entre eux par des crêtes, ils ne tardent pas à former avec le dernier, un cercle régulier. Mais ce cercle n'est en fait que le bord d'une cuvette profonde. L'on saisit ici le mode de réduction que l'on pourrait appeler « en cuvette » ou « en cratère » et qui aboutit chez d'autres Murinés (*Myomys*, *Uranomys*, voire *Leggada*) à des figures d'abrasion de prime abord peu compréhensibles. Dans la population de la vallée du Sénégal (Richard-Toll), la réduction « en cuvette » est moins nette. On trouve des individus dont les tubercules moyens et postérieurs restent séparés par une « vallée ». Mais ce sont là des caractères différentiels vraiment bien légers.

Les caractères ci-dessus évoqués nous ont permis de déterminer aisément des centaines de rangées molaires de rats à mamelles multiples, qui forment un contingent important des débris rejetés dans les pelotes de rapaces nocturnes.

### ***Malacomys longipes edwardsi* Rochebrune**

*Malacomys edwardsi* Rochebrune, Bull. Soc. philom. Paris 9: 87, 1885. Rivière Mellacorée, Guinée.

Matériel: 1 spécimen.

Adiopodoumé, 24.6.1953, n° 543 ♂ immat., piégé dans forêt de bas-fond marécageux.

Coloration: dessus gris foncé un peu brunâtre (les poils sont gris sur la majeure partie, la pointe étant brun clair), plus foncé au milieu du dos. Dessous blanc (poils gris à la base, blancs au sommet). Dessus des mains blanc, des pieds gris-rosé. Queue nue, ardoise foncé dessus, blanchâtre dessous. Le blanc de la

face inférieure s'étend jusqu'à la base des lèvres supérieures.  
Oreille brun-noir.

Mensurations: en mm.

Longueur tête et corps . . . . .	105
Queue (de l'anus) . . . . .	120
Patte postérieure (avec griffes) . . . . .	31
Oreille (de l'échancrure) . . . . .	23
Crâne, longueur totale . . . . .	30,4
Longueur condylobasale . . . . .	27,3
Longueur palatale . . . . .	15,0
Diastème . . . . .	8,7
Longueur du foramen incisivum . . . . .	5,2
Longueur des os nasaux . . . . .	11,2
Largeur zygomatique . . . . .	13,6
Largeur interorbitaire . . . . .	5,1
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.) . . . . .	6,3
Série des molaires supérieures (alv.) . . . . .	5,3

L'on admet actuellement que toutes les formes décrites dans le genre *Malacomys* appartiennent à une seule et même espèce, *M. longipes* Milne-Edwards. La sous-espèce d'Afrique occidentale est *edwardsi*, signalée de la Guinée (ex Française) au Nigeria, par le Libéria, la Côte-d'Ivoire (MATTHEY, 1958), le Ghana.

Ce Rongeur, bien que de mœurs très aquatiques, devrait être plus répandu que ne le laisserait supposer l'unique capture citée ci-dessus.

L'énorme élongation (on pourrait dire l'étirement) du massif facial, et le développement excessif du pied, représentent une évolution très poussée par rapport au type moyen des Murinés. Le système dentaire, par contre, semblerait à priori fort peu évolué, tellement il ressemble à celui de *Rattus rattus*. Il s'en distingue seulement par une simplification des tubercules dans leur nombre et leur taille, et surtout par une abrasion sous-gingivale plus poussée qui rend plus précocement lamellaires les faces occlusales des dents. Mais, l'apparence simplifiée de la denture ne traduit pas ici, non plus que chez *Rattus rattus*, un caractère primitif; il s'agit au contraire d'une évolution, régressive évidemment, qui, à notre avis, est une règle chez les Muridés.

Nous voyons littéralement la dent tuberculée des Muridés transformée en lamelles par une abrasion sous-gingivale physiolo-

gique à laquelle succède une abrasion mécanique secondaire (HEIM DE BALSAC, 1963). Il serait difficile d'imaginer que le processus inverse, à savoir la transformation d'une dent lamellaire en tuberculée, puisse se réaliser malgré l'usure mécanique inévitable. L'évolution dentaire, régressive et simplificatrice, marche en somme de pair, chez *Malacomys*, avec l'évolution progressive de la face et du pied.

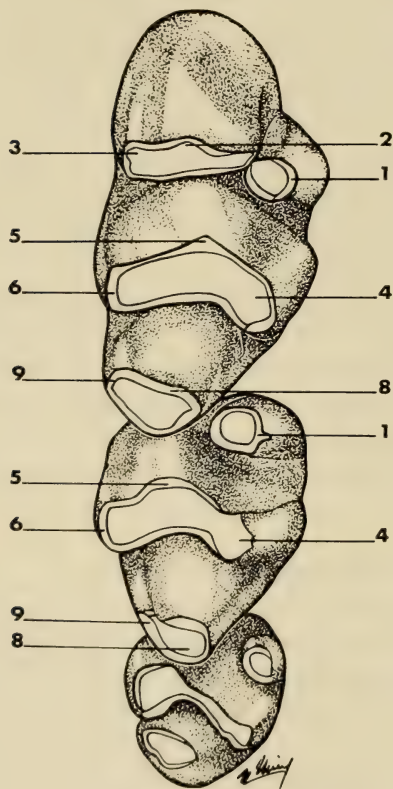


FIG. 32.

*Malacomys longipes edwardsi*  
Rochebrune. Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires  
supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

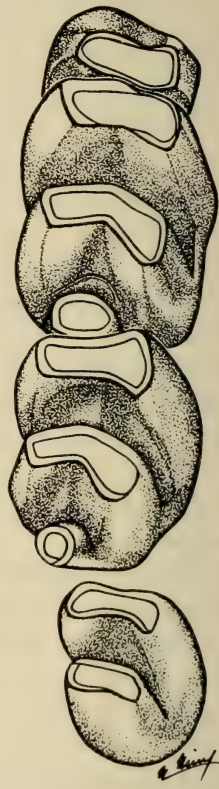


FIG. 33.

*Malacomys longipes edwardsi* Rochebrune.  
Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites  
(M<sub>3</sub> est encore  
sous-gingival).  
Gross. env. 20 ×.



COMPARAISON ENTRE LES DENTURES JEUNES DE *Malacomys*  
ET *Rattus*

Les molaires de *Malacomys* diffèrent de celles de *Rattus rattus* par les points suivants: en  $M^1$ , le tubercule T4 est plus coalescent avec T5 et plus réduit; T9 est moins important que chez *Rattus* et presque incorporé à T8. En  $M^2$ , nous observons le même phénomène, mais avec une réduction plus importante encore de T9.

En  $M_1$ , le tubercule antéro-interne est plus réduit que chez *Rattus*. En  $M_2$ , le tubercule antéro-externe ne se voit plus (sur le dessin), mais il a été absorbé par la lamelle contiguë dont il forme l'angle externe. La seconde lamelle a absorbé également le petit tubercule externe existant chez *Rattus*. En  $M_3$ , la première lamelle a absorbé le tubercule antéro-externe. Ces fusions sont le fait de l'abrasion sous-gingivale et non pas de l'usure mécanique qui n'a pu qu'à peine se faire sentir. En effet, à ce stade, les troisièmes molaires sont encore sous-gingivales et les précédentes ont fait éruption depuis très peu de temps. L'absorption du tubercule T1 de  $M^1$  est donc la seule qui ne soit pas réalisée avant l'éruption dentaire.

**Mus (Leggada) minutoides musculoides** Temminck

*Mus musculoides* Temminck, Esquisses zool. Côte de Guiné: 161, 1853. « Côte de Guiné ».

Matériel: 5 spécimens.

Adiopodoumé, 7.3.1953, n° 6 ♂ juv., dans maison.

Adiopodoumé, 3.1952, n° 7 ♂ juv., leg. U. Rahm.

Adiopodoumé, 5.6.1953, n° 485 ♂ ad. (?), piégé en forêt en bordure de la lagune.

Adiopodoumé, 15.6.1953, n° 516 ♂ ad. (?), piégé dans forêt de bas-fond marécageux.

Adiopodoumé, 1.1957, n° 866 ♂ ad., étudié par MATTHEY (1958) au point de vue chromosomique.

Coloration: dessus brun un peu roussâtre sur les flancs (poils gris foncé à la base, bruns au sommet). Dessous blanc pur. Démarcation des teintes très nette sur les côtés.



## Mensurations: en mm et g.

<i>Mus (Leggada)</i>	6	7	485	516	866
<i>minutoides musculoides</i>	♂ juv.	♂ juv.	♂	♂	♂
Longueur tête et corps . . . . .	46	40	55	55	58
Queue (de l'anus) . . . . .	39	38	45	39	45
Patte postérieure (avec griffes) . . . .	12,5	13	15	15	14
Poids . . . . .	—	—	3	4	—
Crâne, longueur palatale . . . . .					9,3
Diastème . . . . .					4,8
Longueur foramen incisivum . . . . .					4,0
Largeur zygomatique . . . . .					9,1
Largeur interorbitaire . . . . .					3,4
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . . . .					4,1
Série molaires supérieures (alv.) . . .					3,0

L'expérience que nous avons désormais des faunes de la moitié occidentale de l'Afrique nous permet de dire que dans les biotopes forestiers tropicaux et équatoriaux échelonnés de la Guinée au Gabon, cohabitent partout (où les recherches ont été suffisamment poursuivies) deux espèces différentes de *Leggada* (une petite et une grande) que l'on peut grossièrement distinguer par les longueurs respectives du pied. Les dimensions corporelles ne signifient rien, en raison des individus immatures, alors que le pied atteint rapidement son développement définitif. Les caractères dentaires confirment (voir plus loin) et amplifient les différences morphologiques.

A la petite espèce revient sans doute le nom de *musculoides* (terra typica: « Côte de Guinée »), que MATTHEY (1964b) rattache comme sous-espèce à *minutoides* antérieurement décrite du Cap de Bonne-Espérance. La grande espèce correspond à *setulosus*, dont la terra typica est Victoria, au pied du Mont-Cameroun. Est-ce à dire qu'il s'agisse là d'espèces essentiellement forestières? En ce qui concerne *musculoides*, elle semble vivre également en milieu forestier strict et en zone de savane guinéenne. Nous la connaissons d'Adiopodoumé (et de Dabou, 28 km W d'Adiopodoumé) comme du Nimba, mais également de la Casamance, nous semble-t-il. Il serait plus délicat de préciser son statut dans les zones sahélo-soudanaises (Sénégal, boucle du Niger, Haute-Volta) où cohabitent

au moins deux formes de petite taille, mais dont la morphologie dentaire diffère en  $M_1$ .

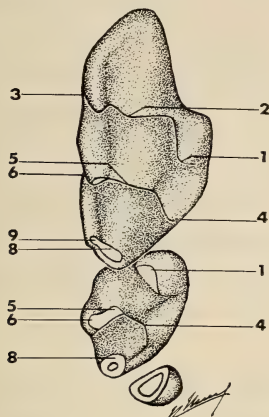


FIG. 34.

*Mus (Leggada) minutoides musculoides* Temminck.  
Adiopodoumé. Denture jeune,  
molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.



FIG. 35.

*Mus (Leggada) minutoides musculoides*  
Temminck.  
Adiopodoumé.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

Malgré les travaux de MATTHEY (1963, 1964b), basés sur l'étude chromosomique de plus de 100 *Leggada* d'Afrique, il est bien difficile, pour ne pas dire impossible, de se faire une idée exacte et cohérente de la filiation des différentes races et du nombre réel des espèces. Le problème se complique du fait qu'à l'intérieur d'une même population, d'une même souche, MATTHEY (1963) constate un polymorphisme chromosomique étendu: sur 11 individus de Bangui, quatre possèdent 34 chromosomes, quatre 33, un 32 et deux 31 chromosomes! Pour la Côte-d'Ivoire, MATTHEY (1964b) admet, à côté de *setulosus*, l'espèce *minutoides* et, à l'intérieur de celle-ci, la sous-espèce *musculoides* et une sous-espèce indéterminée (« ssp. 4 ») que PETTER n'a pu rattacher à aucune forme décrite.

La morphologie dentaire des *Leggada* est très évoluée, c'est-à-dire différenciée. Mais les auteurs n'ont guère eu cure de décrire la denture des Muridés africains. PETTER (1963) a tenté tout récemment un essai dans ce sens, en reproduisant la denture de quelques types de *Leggada* existant au British Museum. De son côté, WOOD (1962) a décrit et figuré la denture jeune de quelques rongeurs africains;

mais le but de l'auteur était de préciser la position systématique de quelques genres n'appartenant pas aux Muridés et qui ne nous intéresse donc pas ici. Enfin, LAVOCAT (1962) a publié des photographies qui ne sont guère utilisables; c'est VERHEYEN (1965) qui fournit la meilleure représentation. Il est vrai que pour apprécier caractères et détails de telles dentures, il convient de n'examiner que des dents très jeunes, telles qu'elles apparaissent à l'éruption. Seules, des Missions importantes, comme celles dirigées par P. Grassé au Gabon ou par M. Lamotte en Côte-d'Ivoire, permettent de réunir le matériel d'étude désirable. Mais, si la chose se réalise actuellement en zone forestière occidentale, il n'en est pas encore de même pour les savanes situées plus au nord.

### **Mus (Leggada) setulosus Peters**

*Mus (Nannomys) setulosus* Peters, Mber. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 480, 1876. Victoria, Cameroun.

Matériel: 6 spécimens.

Adiopodoumé, 18.3.1953, n° 86 ♂ ad., piégé en forêt près de la lagune.

Adiopodoumé, 28.3.1953, n° 137 ♀ immat., piégé en forêt près de la lagune.

Adiopodoumé, 3.4.1953, n° 167 ♂ immat., piégé en forêt près de la lagune.

Adiopodoumé, 1.4.1953, n° 174 ♂ juv., piégé en forêt près de la lagune.

Adiopodoumé, 10.8.1953, n° 714 ♀ ad. (?).

Basse Côte-d'Ivoire, 1957, 1 ♀ ad., matériel Huggel.

Coloration: semblable à celle de *Mus minutoides musculoides*, mais la face supérieure est un peu plus foncée.

Mensurations: en mm et g.

<i>Mus (Leggada) setulosus</i>	86 ♂ ad.	137 ♀ imm.	167 ♂ imm.	174 ♂ juv.	714 ♀	— ♀ ad.
Longueur tête et corps . . . .	71	62	72	45	74	78
Queue (de l'anus) . . . . .	47	—	44	47	(50)	52
Patte postérieure (avec griffes)	15,5	15	15	15	16	16
Poids . . . . .	9	—	—	—	—	—

<i>Mus (Leggada) setulosus</i>	86, ♂ ad.
Crâne, longueur totale . . . . .	20,6
Longueur condylobasale . . . . .	19,1
Longueur palatale . . . . .	10,5
Diastème . . . . .	5,5
Longueur du foramen incisivum . . . . .	4,5
Longueur des os nasaux . . . . .	8,3
Largeur zygomatique . . . . .	10,1
Largeur interorbitaire . . . . .	4,0
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.) . . . . .	4,5
Série des molaires supérieures (alv.) . . . . .	3,6

Il nous avait paru (HEIM DE BALSAC et LAMOTTE, 1958) que la petite espèce (*musculoides*) était plus fréquente que la grande à Adiopodoumé. La série ci-dessus démontre que la question est à revoir... Mais, passons, tant il est vrai que des dénombrements exacts de populations demanderaient des années d'effort; même dans les zones à saison peu contrastées, on reste surpris des oscillations au cours d'une même année et selon les différentes années.

Il est plus intéressant de remarquer le fait que *M. setulosus* s'avère un type strictement forestier, à l'encontre de *musculoides*. Décrite de Victoria, au pied du Mont Cameroun, cette Souris s'est rencontrée dans le bloc occidental, aussi bien à Adiopodoumé, à Dabou, à Man et au Nimba. Il faut ajouter encore Sérédou au voisinage du Nimba et la localité de Lamto, en Côte-d'Ivoire, qui relève plutôt du milieu de savane. Néanmoins, la proximité de la zone forestière et l'existence d'une forêt-galerie doivent justifier sa présence en ce point.

*Mus (Leggada) setulosus* diffère de *musculoides* par une série de caractères indiqués par LAWRENCE (1945), PERRET et AELLEN (1956) et HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1958). Mais, ce que l'on peut écrire, disposer en tableaux de mesures, ou tracer en courbes, ne vaut pas l'expression du dessin. Les figures 34 à 37 montrent à l'évidence les différences de taille et de morphologie des molaires entre les deux espèces. M<sup>1</sup>, M<sup>3</sup> et M<sub>3</sub> sont ici particulièrement caractéristiques.

En M<sup>1</sup>, chez *setulosus*, le tubercule antéro-interne T1 est presque en position normale, c'est-à-dire qu'il n'est pas déjeté en arrière,



comme c'est le cas chez *Mus musculus* et *musculoides*. Il en est de même pour le tubercule postéro-interne T4. La dent conserve donc une morphologie moyenne de Muridé.

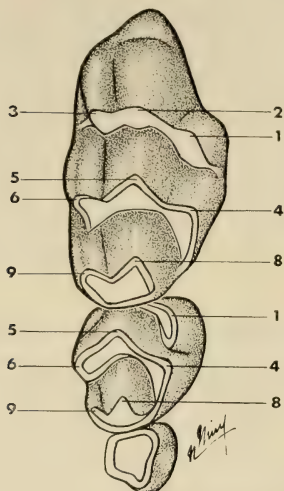


FIG. 36.

*Mus (Leggada) setulosus*  
Peters. Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires  
supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.



FIG. 37.

*Mus (Leggada) setulosus* Peters.  
Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

M<sup>3</sup> est manifestement très réduite pour un Muridé. Chez *Mus musculus*, on trouve encore deux tubercules: un antéro-interne qui correspond à T3 et une masse postéro-externe qui représente la fusion de tous les autres tubercules. Chez *M. setulosus*, T3 est en partie absorbé et fusionné avec la masse postéro-externe, et cette fusion est plus ou moins accentuée selon les populations (Nimba, Lamto). *M. musculoides* montre une réduction encore plus poussée de M<sup>3</sup>, où l'on ne distingue plus aucun tubercule, la dent étant réduite à une colonne de section plus ou moins cylindrique et extrêmement abrasée avant même l'éruption.

En M<sub>3</sub>, chez *setulosus*, la dent est de même réduction que chez *musculus*, c'est-à-dire qu'il subsiste une lamelle antérieure représentant 2 tubercules, et une lamelle postérieure plus réduite encore. Cette dernière peut à son tour s'effacer selon les individus ou

les populations, semble-t-il. Chez *musculoides*,  $M_3$  est réduite à une sorte de stylet cylindrique très abrasé avant même l'éruption.

En résumé, les caractères dentaires toujours appréciables (même sur des dents assez usées) qui séparent *setulosus* de *musculoides* (et autres petites formes de l'ouest) sont la différence de longueur des rangées dentaires d'une part, et les différences de réduction de  $M^3$  et  $M_3$  d'autre part.

### **Lophuromys sikapusi sikapusi** (Temminck)

*Mus sikapusi* Temminck, Esquisses zool. Côte de Guinée: 160, 1853.  
Dabokrom, Ghana.

Matériel: 33 spécimens.

Adiopodoumé, 2.1952, n° 10 ♀ ad., capturé dans une pelouse,  
leg. U. Rahm.

Adiopodoumé, 3.1952, n° 11 ♀ ad., capturé dans une pelouse,  
leg. U. Rahm.

Adiopodoumé, 13.3.1953, n° 40 ♂ immat (peau), piégé en forêt  
près de la lagune.

Adiopodoumé, 25.3.1953, n° 120 ♀ ad., piégé en forêt près de  
la lagune.

Adiopodoumé, 30.6.1953, n° 594 ♀ ad.

Adiopodoumé, 28.7.1953, n° 658 ♀ ad.

Adiopodoumé, 4.8.1953, n° 685 ♀ ad., capturé dans une pelouse.

Adiopodoumé, 4.8.1953, n° 689 ♂ immat.

Nzida, 20.9.1953, n° 791 ♂ immat.

Adiopodoumé, 6.1957, n° 880 ♂ ad., étudié par MATTHEY (1958)  
au point de vue chromosomique.

Basse Côte-d'Ivoire, 1957, 8 ♂♂ ad., 2 ♂♂ immat., 9 ♀♀ ad.,  
4 ♀♀ immat., matériel Huggel.

Coloration: en général, le dessus est brun-acajou, plus foncé au milieu du dos (poils jaune-roux à la base, bruns au sommet).

Dessous rouge-orange vif (poils unicolores). Pas de démarcation nette des teintes sur les flancs. Certains spécimens présentent une coloration moins rougeâtre: dessus marron foncé ou presque noir, passant au brun-fauve sur les flancs; dessous fauve; la teinte rousse n'apparaît que légèrement sur les joues et le dessous de la tête.

Mensurations: en mm et g.

<i>Lophuromys</i> <i>s. sikapusi</i>	10 ♀ ad.	11 ♀ ad.	40 ♂ imm.	120 ♀ ad.	594 ♀ ad.	658 ♀ ad.	685 ♀ ad.	689 ♂ imm.	791 ♂ imm.	880 ♂ ad.
Long. tête et corps . . .	125	115	113	120	125	135	135	120	105	140
Queue (de l'anus).	70	—	59	70	79	73	—	63	58	—
Patte post. (avec griffes)	23	23	24	24	24	24	24,5	23,5	23,5	25
Poids . . . . .	—	—	—	55	—	—	—	55	—	—
Crâne, long. totale . .					30,8					32,6
Long. condylobasale . .					29,2					31,4
Long. palatale . . .					14,9					15,4
Diastème . . . . .					8,0					8,7
Long. foram. incisivum . .					6,5					6,9
Long. des os nasaux . .					11,9					13,1
Larg. zygomatique . . .					14,6					15,7
Larg. interorbitaire . .					6,5					6,4
Larg. entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.)					7,2					7,6
Sér. molaires sup. (alv.) .					5,4					5,5
							17 ad., mat. Huggel			
							moyenne	extrêmes		
Longueur tête et corps . . . . .							133	120-140		
Queue (de l'anus) . . . . .							70	63-80		
Patte postérieure (avec griffes) . . . . .							24,3	23-26		

L'abondance de *Lophuromys sikapusi* dans le bloc forestier occidental contraste avec sa rareté dans le massif congolais. Son anthropophilie ou son attrait pour les cultures sont évidents. Néanmoins, il vit à l'état rare dans les formations primaires non habitées par l'homme, telles qu'il en existe aux limites du Gabon et du Moyen-Congo.

Cette constatation nous conduit à envisager les rapports de parenté entre les *Lophuromys* occidentaux et ceux du Gabon. PERRET et AELLEN (1956) ont déjà attiré l'attention sur le fait que



FIG. 38.

*Lophuromys s. sikapusi* (Temminck). ♀ ad. n° 658, Adiopodoumé.  
Phot. V. Aellen.

*Lophuromys nudicaudus* Heller, décrit du Cameroun sur un seul spécimen, ne leur semblait guère différer de *sikapusi*, ni par la coloration (assez variable même chez les *sikapusi* typiques de l'ouest), ni par les caractères craniens (taille en premier lieu). Nous pensons aujourd'hui que ces auteurs ont eu parfaitement raison d'intégrer *nudicaudus* dans le cadre de l'espèce *sikapusi*. Toutefois, l'examen des molaires jeunes laisse apparaître des diffé-



rences dans leur morphologie, qu'il s'agisse des populations de Côte-d'Ivoire et de celles du Gabon.

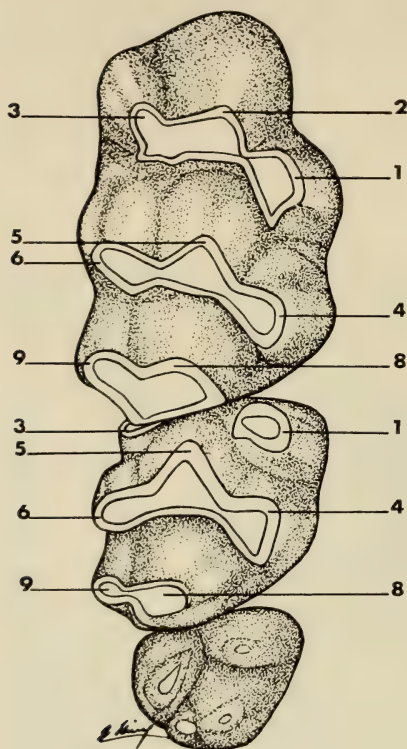


FIG. 39.

*Lophuromys s. sikapusi* (Temminck).  
Région du Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires supérieures droites.  
Gross. env. 20 ×.



FIG. 40.

*Lophuromys s. sikapusi*  
(Temminck). Région  
du Mt Nimba, Guinée.  
Denture jeune, molaires  
inférieures droites.  
Gross. env. 20 ×.

Les proportions des dents entre elles restent semblables, c'est-à-dire que  $M^1$  se montre très volumineuse par rapport aux deux autres et que  $M^3$  a subi une réduction assez poussée. L'évolution de  $M^3$  est intéressante et mérite d'être examinée de près. Sur la figure 39, la dernière molaire, qui est encore sous-gingivale, montre nettement

quatre tubercules dont les sommets sont déjà abrasés. Il apparaît clairement, à ce stade et sur cet individu, qu'un des tubercules postérieurs est beaucoup plus réduit que les trois autres, au point qu'il puisse être considéré comme vestigial. Ce tubercule disparaît-il complètement ou bien s'efface-t-il dès que s'exerce l'usure mécanique? Il est de fait que les sujets jeunes que nous avons pu examiner en provenance de l'ouest (Nimba, Gouéké, Guinée) ne montrent en  $M^3$  que trois tubercules et une figure d'abrasion trilobée ou en feuille de trèfle. Par contre, les sujets du Gabon (récoltés en petit nombre, il est vrai) présentent une troisième molaire supérieure à quatre tubercules sensiblement d'égal développement. L'évolution régressive de  $M^3$  paraît donc moins avancée dans la population gabonaise, et l'on peut considérer la forme de l'ouest (*L. s. sikapusi*) comme progressive par rapport à la précédente. Ces considérations ne permettent toutefois et pour l'instant que de scinder l'espèce *sikapusi* en plusieurs races.

Les femelles de basse Côte-d'Ivoire ont montré 6 mamelles réparties en deux groupes: 2 paires pectorales, 1 paire inguinale. Dans l'estomac d'un adulte se voyaient des débris de Mollusques, et dans un autre des Lombrics mêlés à des restes végétaux. Nous sommes très mal informés de la quantité de nourriture animale qui entre dans le régime alimentaire normal des Murinés, considérés fondamentalement comme des végétariens.

### ***Cricetomys gambianus* Waterhouse**

*Cricetomys gambianus* Waterhouse, Proc. zool. Soc. London 1840: 2, 1840. Rivière Gambie.

Matériel: 2 spécimens.

Adiopodoumé, 13.4.1953, n° 222 ♂ ad. (peau), tiré de nuit à proximité de cultures.

Adiopodoumé, 2.6.1953, n° 479 ♂ ad. (peau).

Coloration: dessus brun un peu grisâtre (poils gris foncé à la base, bruns au sommet, avec un anneau fauve subterminal), plus clair sur les flancs. Dessous blanc pur (poils unicolores). Queue blanche sur le  $\frac{1}{4}$  (n° 222) ou sur la  $\frac{1}{2}$  (n° 479) distale.

Mensurations: en mm et g.

<i>Cricetomys gambianus</i>	222 ♂	479 ♂
Longueur tête et corps . . . . .	275	300
Queue (de l'anus) . . . . .	395	390
Patte postérieure (avec griffes) . . . .	68	—
Oreille . . . . .	37	—
Poids . . . . .	615	905
Crâne, longueur totale . . . . .	63,5	68,2
Longueur condylobasale . . . . .	59,9	65,0
Longueur palatale . . . . .	36,2	38,0
Diastème . . . . .	19,3	20,5
Longueur du foramen incisivum . . . .	5,6	7,7
Longueur des os nasaux . . . . .	24,7	27,2
Largeur zygomatique . . . . .	27,4	30,0
Largeur interorbitaire . . . . .	8,7	8,4
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (max.) . . . . .	11,8	12,3
Série des molaires supérieures (alv.) . .	10,5	11,7

Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est guère possible de préciser à quelle sous-espèce appartiennent nos deux Rats de Gambie. La forme *liberiae* Osgood, dont la localité typique est au Libéria, semble si proche de *gambianus*, qu'il faudra probablement les mettre en synonymie. Nous dirons seulement qu'ils correspondent bien à la sous-espèce *g. gambianus*, telle que la conçoit HINTON (1919) dans son essai de révision du genre *Cricetomys*. Cet auteur ne cite malheureusement pas *liberiae*.

La position systématique du genre *Cricetomys* a fait l'objet de nombreuses controverses. Pour les uns, c'est un Muridé classique appartenant à la sous-famille des *Murinae*. D'autres, par contre, le considèrent comme un genre isolé, intermédiaire entre les *Cricetidae* et les *Muridae*. Après ROBERTS (*The Mammals of South Africa*: 434, 439, 1954), PETTER (1964) remet à l'honneur la sous-famille des *Cricetomyinae*, mais avec une acception différente. Pour ROBERTS, les *Cricetomyinae* ne renferment que le genre *Cricetomys* et c'est une subdivision des *Muridae*. Pour PETTER, par contre, c'est une sous-famille des *Cricetidae*, étroitement apparentée aux *Dendromurinae*, aux *Cricetinae*, aux *Nesomyinae* et aux *Gerbilinae*; à côté de *Cricetomys*, les *Cricetomyinae* renferment encore deux autres genres africains, *Beamys* et *Saccostomus*.

Le Rat de Gambie est porteur, en basse Côte-d'Ivoire, de l'ectoparasite Dermaptère *Hemimerus talpoides* Walk. (dét. L. Chopard, *in litt.* 19.11.1956).

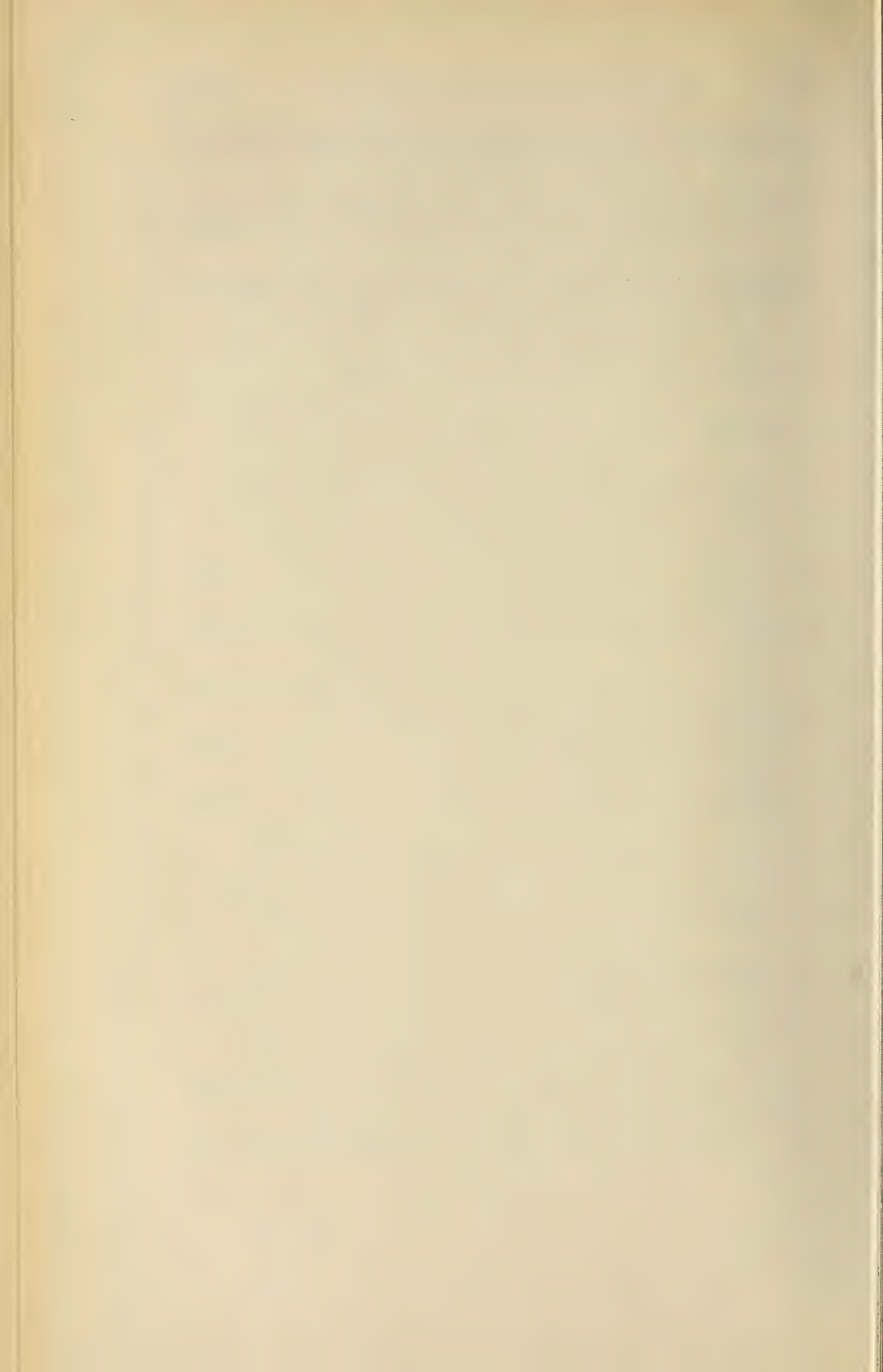
## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, G. M. 1939. *A Checklist of African Mammals*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 83: 1-763.
- and H. J. COOLIDGE. 1930. *Mammals of Liberia. In R.P. Strong: The African Republic of Liberia and the Belgian Congo. Harvard African Expedition 1926-1927*. Cambridge, Harvard Univ. Press 2: 569-622.
- BÆR, J. G. 1957. *Trématodes et Cestodes récoltés en Côte d'Ivoire, avec remarques sur la famille des Dicrocoelidae Odhner et sur les parasites des Damans*. Rev. suisse Zool. 64: 547-575.
- CANSDALE, G. S. 1948. *Provisional Check List of Gold Coast Mammals*. Governm. Print. Departm., Accra: 16 pages.
- DELANOË, P. 1915. *Au sujet des trypanosomes du type T. Lewisi Kent rencontrés chez des Muridés dans la région de Bouaké (Côte d'Ivoire)*. Bull. Soc. Path. exot. 8 (2): 80-88.
- ELLERMAN, J. R. 1941. *The families and genera of living Rodents. Vol. II. Family Muridae*. London: XII+690 pages.
- , T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN. 1953. *Southern African Mammals 1758 to 1951: a reclassification*. London: 363 pages.
- HAYMAN, R. W. 1935. *On a Collection of Mammals from the Gold Coast*. Proc. zool. Soc. London 1935: 915-937.
- HEIM DE BALSAC, H. 1963. *L'«abrasion préalable» sous-gingivale des molaires de certains Rongeurs et Insectivores. Le cas remarquable d'Uranomys*. C. R. Acad. Sci. Paris 256: 5257-5261.
- et V. AELLEN, 1958. *Les Soricidae de basse Côte-d'Ivoire*. Rev. suisse Zool. 65: 921-956.
- et V. AELLEN. 1965. *Un Hylomyscus nouveau de Côte d'Ivoire*. Biol. gabon. 1 (2): 175-178.
- et M. LAMOTTE. 1958. *La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XV. Mammifères Rongeurs (Muscardinidés et Muridés)*. Mém. Inst. Franç. Afrique Noire 53: 339-357.
- HINTON, M. A. C. 1919. *Notes on the Genus Cricetomys, with Descriptions of Four new Forms*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 4: 282-289.



- INGOLDBY, C. M. 1929. *On the Mammals of the Gold Coast*. Ann. Mag. nat. Hist. (10) 3: 511-529.
- LAVOCAT, R. 1962. *Etudes systématiques sur la dentition des Muridés*. Mammalia 26: 107-127.
- LAWRENCE, B. 1945. *Notes on Leggada musculoides (Temminck)*. Proc. New Engl. zool. Cl. 23: 85-98.
- MATTHEY, R. 1958. *Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia)*. Acta trop. 15: 97-117.
- 1959. *Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères*. Rev. suisse Zool. 66: 175-209.
- 1963. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère Leggada minutoides Smith (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 70: 173-190.
- 1964a. *Analyse caryologique de cinq espèces de Muridae africains (Mammalia, Rodentia)*. Mammalia 28: 403-418.
- 1964b. *Evolution chromosomique et spéciation chez les Mus du sous-genre Leggada Gray 1837*. Experientia 20: 1-9.
- MILLER, G. S. 1900. *A collection of small mammals from Mount Coffee, Liberia*. Proc. Washington Acad. Sci. 2: 631-649.
- MONARD, A. 1941. *Résultats de la Mission scientifique du Dr Monard en Guinée Portugaise 1937-1938. X. Rongeurs*. Arqu. Mus. Bocage 12: 7-16.
- PAULIAN, R. 1947. *Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire*. Encycl. biogéogr. et écol. II, Lechevalier, Paris: 148 pages.
- PERRET, J. L. et V. AELLEN. 1956. *Mammifères du Cameroun de la collection J. L. Perret*. Rev. suisse Zool. 63: 395-450.
- PETTER, F. 1957. *Remarques sur la systématique des Rattus africains et description d'une forme nouvelle de l'Aïr*. Mammalia 21: 125-132.
- 1963. *Contribution à la connaissance des souris africaines*. Mammalia 27: 602-607.
- 1964. *Affinités du genre Cricetomys. Une nouvelle sous-famille de Rongeurs Cricetidae, les Cricetomyinés*. C. R. Acad. Sci. Paris 258: 6516-6518.
- 1965. *Les Praomys d'Afrique Centrale*. Z. Säugetierk. 30: 54-60.
- RAHM, U. 1954. *La Côte d'Ivoire. Centre de Recherches tropicales*. Acta trop. 11: 223-295.
- 1961. *Esquisses mammalogiques de basse Côte d'Ivoire*. Bull. Inst. Franç. Afrique Noire 23 A: 1229-1265.
- ROSEVEAR, D. R. 1950. *Rodents of Nigeria. Part IV. True Rats and Mice*. The Niger. Field 15: 148-172.
- THOMAS, O. 1911. *Three new African Rodents*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 7: 590-592.

- THOMAS, O. 1915. *New African Rodents and Insectivores, mostly collected by Dr. C. Christy for the Congo Museum*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 16: 146-152.
- 1926. *The Generic Position of certain African Muridae, hitherto referred to Aethomys and Praomys*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 17: 174-179.
- VERHEYEN, W. N. 1965. *Contribution à l'étude systématique de Mus sorella (Thomas, 1909)*. Rev. Zool. Bot. afric. 71: 194-212.
- WOOD, A. E. 1962. *The juvenile tooth patterns of certain African rodents*. J. Mammal. 43: 310-322.
-



# Les Rongeurs de basse Côte-d'Ivoire

(*Hystricomorpha* et *Gliridæ*)

par

V. AELLEN

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 4 figures dans le texte.

Les Rongeurs faisant l'objet de ce travail ont été récoltés lors d'un voyage en 1953 en Côte-d'Ivoire<sup>1</sup>. Mon centre d'attache était le Centre suisse de recherches scientifiques (CSRS) à Adiopodoumé, près d'Abidjan.

Ce travail fait suite à celui que j'ai publié, en collaboration avec H. HEIM DE BALSAC, sur les Rongeurs *Muridae*. Je renvoie le lecteur à ce dernier article et à celui publié en 1958 sur les *Soricidae* pour la description des caractères géographiques et l'historique des recherches zoologiques en basse Côte-d'Ivoire.

Tous les Rongeurs étudiés ici font partie des collections du Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

La position géographique des localités de Côte-d'Ivoire citées au cours du texte est précisée ici:

Adiopodoumé	5° 19-21' N/4° 7-8' W
Baoulé, région située entre le Bandama et le Nzi, le centre est à environ	6° 30' N/5° W
Bingerville	5° 21' N/3° 54' W
Bouaké	7° 39' N/5° 3' W
Bouroukéro	6° N/4° 16' W
Duékoué	6° 46' N/7° 22' W

<sup>1</sup> Voyage subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche.



Ndzida	5° 19' N/5° 1' W
Niangon-Ajamé	5° 20' N/4° 7' W
Yapo	5° 46' N/4° 7' W.

## HYSTRICOMORPHA

### THRYONOMYIDAE

#### *Thryonomys swinderianus swinderianus* (Temminck)

*Aulacodus swinderianus* Temminck, Mon. Mamm. 1 : 248, 1827.  
Sierra Leone.

Matériel: 1 spécimen.

Yapo, 1.4.1953, n° 158 ♂ ad. (crâne seul conservé), tiré de nuit dans un champ de manioc.

Mensurations: en mm

Longueur tête et corps . . . . .	460
Queue (de l'anus) . . . . .	200
Crâne <sup>1</sup> , longueur totale . . . . .	88,9
Longueur condylobasale . . . . .	83,0
Longueur palatale . . . . .	48,0
Diaстème . . . . .	19,0
Longueur des os nasaux . . . . .	29,8
Largeur zygomatique . . . . .	51,7
Largeur interorbitaire . . . . .	28,0
Largeur intertemporale . . . . .	26,2
Série des molaires sup. (alv.) . . . .	18,9

L'*Aulacode* est signalé en Côte-d'Ivoire par DELANOË (1915) dans la région de Bouaké. Plus récemment, RAHM (1961) le cite, sous le nom subsppécifique de *raptorum*, en basse côte, à Adi opodoumé, Yapo et Niangon-Ajamé.

La sous-espèce *raptorum* a été décrite par THOMAS en 1922; elle se distingue principalement de *swinderianus* par les « gouttières » intertemporales moins prononcées. D'après les chiffres donnés par THOMAS, le rapport larg. intertemp. (aux gouttières) sur larg. zygomatique est de 49,5 pour *s. swinderianus* et de 60,5 pour

<sup>1</sup> Pour les mesures craniennes, voir les directives données par THOMAS (Proc. biol. Soc. Washington 18: 191-196, 1905) et HUSON (Zool. Bijdr. 5: 14, 1962).

*s. raptorum*. Or, le spécimen que j'ai récolté à Yapo possède des gouttières bien marquées et le rapport est de 50,7, ce qui correspond bien à la sous-espèce typique.

*Thryonomys s. swinderianus* est signalé de la Gambie au Nigeria, et est qualifié généralement d'animal de savanes. Sa présence dans les régions forestières de la Côte-d'Ivoire est probablement due aux cultures dans lesquelles il commet de sérieux dégâts. La sous-espèce *raptorum* habite la forêt, du Ghana jusqu'au Congo, par le sud du Nigeria et le Cameroun.

## HYSTRICIDAE

### *Atherurus africanus africanus* (Gray)

*Atherura africana* Gray. Ann. Mag. nat. Hist. (1) 10 : 261, 1842.  
Sierra Leone.

Matériel: 2 spécimens.

Yapo, 1.4.1953, n° 157 ♀ ad. (crâne et queue conservés), tiré de nuit dans un champ de manioc.

Duékoué, 14.5.1953, n° 422, quelques piquants récoltés dans le réseau de fissures du rocher de la Panthère Blanche.

Mensurations: en mm

Longueur tête et corps . . . . .	450
Queue (de l'anus) . . . . .	260
Crâne, longueur totale . . . . .	89,4
Longueur des os nasaux . . . . .	25,0
Largeur zygomatique . . . . .	47,0
Largeur interorbitaire . . . . .	31,1
Largeur postorbitaire . . . . .	28,1
Série des molaires sup. (alv.) . . . .	19,1

L'Athérure est signalé en Côte-d'Ivoire, dans le Baoulé, déjà au siècle passé par DELAFOSSE (1897), sous le nom de *A. armata*. РАММ (1956, 1961) a apporté une contribution notable à la connaissance biologique de ce Rongeur en basse Côte-d'Ivoire.

Notre spécimen de Yapo correspond bien à la sous-espèce typique, telle qu'elle est mentionnée par HATT (1940), en comparaison avec des formes voisines. *A. a. africanus* se distingue en particulier de *A. a. centralis* du Congo par sa plus grande largeur zygomatique et surtout par la rangée des molaires supérieurs plus allongée.

A Duékoué, dans le rocher de la Panthère Blanche, l'Athérure cohabite avec le Porc-épic. Nous retrouvons l'Athérure, comme l'Aulacode, en pleine région forestière, à Yapo, mais toujours dans des cultures vivrières.

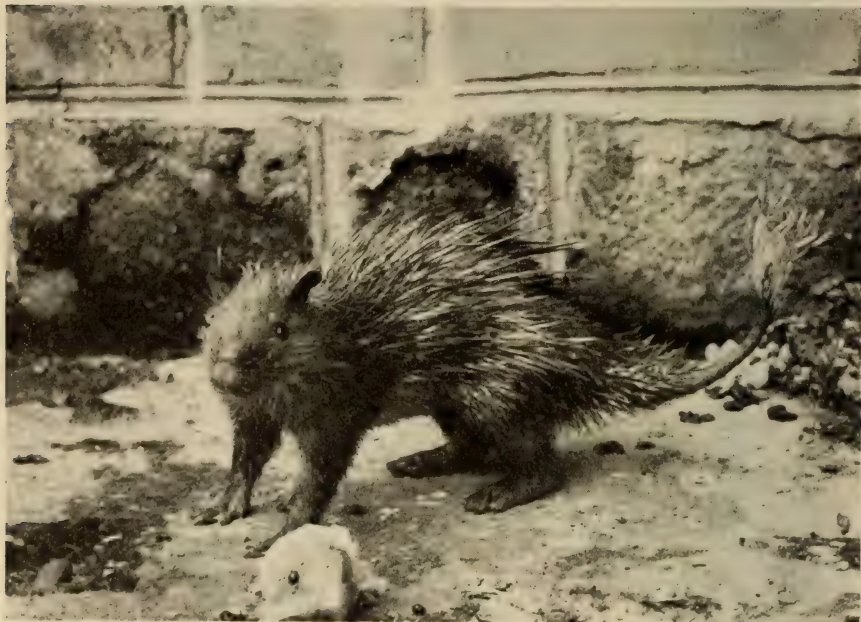


FIG. 1.

*Atherurus a. africanus* (Gray)

Jeune animal en captivité au Centre suisse d'Adiopodoumé. — Phot. V. Aellen.

### ***Hystrix cristata senegalica* F. Cuvier**

*Hystrix senegalica* F. Cuvier, Mém. Mus. Hist. nat. Paris 9 : 430, 1822. Sénégal.

Matériel: quelques piquants (n° 421) provenant de Duékoué, rocher de la Panthère Blanche, 14.5.1953.

La sous-espèce *senegalica* est signalée dans les savanes soudanaises, du Sénégal au Cameroun. En Côte-d'Ivoire, DELAFOSSE (1897) l'indique dans le Baoulé et RAHM (1961) a trouvé aussi des piquants dans le rocher de Duékoué. A l'encontre de l'Aulacode et de l'Athérure, le Porc-épic ne semble pas pénétrer profondément dans les zones forestières.



## MYOMORPHA

## GLIRIDAE

**Graphiurus (Claviglis) hueti hueti** Rochebrune

*Graphiurus hueti* Rochebrune, Act. Soc. Linn. Bordeaux 37 (4<sup>e</sup> sér., vol. 7): 110, 1883. Environs de Saint-Louis, Sénégal.

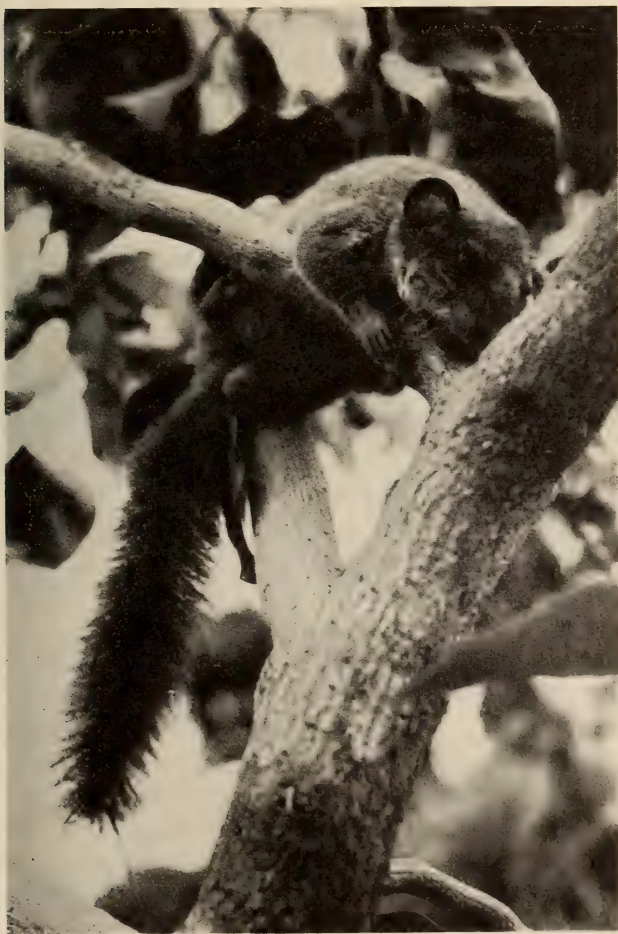


FIG. 2.

*Graphiurus h. hueti* Rochebr. — ♀ ad. n° 545, Adiopodoumé. — Phot. V. Aellen.



Matériel: 1 spécimen.

Adiopodoumé, 22.6.1953, n° 545 ♀ ad. (alcool), capturée dans un arbre creux, abritant aussi des Ecureuils *Heliosciurus*.

Coloration: dessus gris-souris uniforme, légèrement roussâtre (les poils sont entièrement gris, sauf l'extrême pointe qui est chamois ou même blanche sur la queue). Pourtour des yeux noir. Dessous gris clair, un peu brunâtre sous la queue. Les teintes du dos et du ventre sont assez tranchées sur les flancs.

Mensurations: en mm et g. Entre (), spécimen du Cameroun, sous-espèce *argenteus* (cf. PERRET et AELLEN, 1956: 418, n° 911/70)

Longueur tête et corps . . . . .	142	(158)
Queue (de l'anus), sans poils terminaux . .	112	(130)
Queue (de l'anus), avec poils terminaux . .	145	(165)
Pied post. (avec griffes) . . . . .	28	(31,5)
Oreille (de l'échancrure) . . . . .	20	—
Vibrisses du museau, max. . . . .	62	(62)
Poids . . . . .	70	—
Crâne, longueur totale . . . . .	35,1 *	(37,6)
Longueur condylobasale . . . . .	33,2	(34,5)
Longueur basale . . . . .	30,0	(31,7)
Longueur palatale . . . . .	15,5	(16,0)
Diastème . . . . .	8,1	(8,4)
Longueur des os nasaux . . . . .	11,9 *	(14,1)
Largeur zygomatique . . . . .	20,7	(21,2)
Largeur mastoïde . . . . .	16,4	(16,8)
Largeur interorbitaire . . . . .	6,1	(6,1)
Largeur entre M <sup>2</sup> -M <sup>2</sup> (max.) . . . . .	8,0	(8,5)
Série des molaires sup. (alv.) . . . . .	5,2	(5,5)

\* Os nasaux ébréchés.

Cette ♀ adulte possède 4 paires de mamelles, ce qui semble la règle chez les *Graphiurus*. Elles sont largement séparées les unes des autres: une paire pectorale, une axillaire, une inguinale et une postinguinale.

L'attribution subsppécifique de notre spécimen pose un problème délicat. Deux sous-espèces ont été indiquées comme habitant l'Afrique occidentale, du Sénégal (ou du Liberia) au Cameroun.

En 1883, ROCHEBRUNE décrit *Graphiurus hueti*, provenant des environs de Saint-Louis au Sénégal. Mais, il y a des contradictions entre le texte de l'auteur et l'illustration qui l'accompagne. Ces contradictions sont relevées par JENTINK (1888); elles portent essen-

tiellement sur la couleur et la longueur de la queue. ROCHEBRUNE écrit que les joues sont jaune grisâtre et le ventre blanc faiblement ardoisé, alors que sur la figure ces parties sont d'un blanc pur. La longueur de la queue (avec les poils terminaux) est indiquée 170 mm; mesurée sur la figure et en tenant compte de l'échelle, cette queue mesure seulement 140 mm (non 113 comme l'indique JENTINK). Si nous passons sur la question couleur, qui a pu être mal reproduite, nous devons constater que la queue est soit plus longue que le corps (texte), soit plus courte (figure).

Or, JENTINK (1888), en décrivant son *Graphiurus nagtglasii* (loc. typ. Du Queah Riv., Liberia, autres spécimens du Liberia et du Ghana), indique que la queue est nettement plus courte que le corps.

MILLER (1900) nomme *Eliomys nagtglasii* un Loir du Mount Coffee (Liberia), dont la queue est aussi plus courte que le corps.

ALLEN et COOLIDGE (1930) pensent que le vrai *hueti*, provenant d'une région de savanes, doit être différent de *nagtglasii*, qui est une forme de la haute forêt.

Cette opinion est reprise par ALLEN seul (1936), lorsqu'il crée un nouveau genre pour les grands Loirs africains et une nouvelle sous-espèce propre au sud du Cameroun. Cette dernière, *argenteus*, ne diffère guère de *hueti nagtglasii* que par une coloration plus grise de la face supérieure. ELLERMAN (1940) figure un crâne de *h. hueti* et admet 3 sous-espèces, comme ALLEN, soit: *h. hueti*, *h. nagtglasii* et *h. argenteus*.

HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1958) nomment *hueti nagtglasii* deux Loirs du Nimba, et précisent que cette forme, gris cendré foncé, est la forme forestière.

Par contre, ROSEVEAR (1950, 1953) n'admet qu'une seule sous-espèce en Afrique occidentale, du Sénégal à l'Angola: *h. hueti*.

RAHM (1961) nomme aussi *hueti hueti* un Loir des environs d'Adiopodoumé. L'animal n'a pas été conservé et la seule mesure indiquée (15 cm « corps et queue ») montre qu'il ne peut s'agir de *Graphiurus hueti*, deux fois plus grand <sup>1</sup>.

Enfin, PETTER (1963) désigne *h. hueti* un spécimen de Bingerville (Côte-d'Ivoire), qu'il compare à *hueti argenteus* du Cameroun et de

---

<sup>1</sup> A moins qu'il ne s'agisse d'un *lapsus calami* et que RAHM ait voulu écrire 15 cm pour le corps et 15 cm pour la queue...

la Rép. Centrafricaine. Chez *hueti* de Côte-d'Ivoire, la queue est aussi longue que le corps; chez *argenteus*, elle est soit plus longue soit plus courte. PETTER, comme ROSEVEAR, n'admet que la forme typique dans le bloc forestier guinéen.

En résumé, la longueur de la queue semble varier suffisamment pour que les deux interprétations de ROCHEBRUNE puissent être acceptées et qu'elle ne puisse servir de diagnostic à la distinction des deux « sous-espèces ». Quant à la coloration, elle paraît aussi variable d'un individu à l'autre: *h. hueti* serait plus fauve (« roux isabelle », d'après ROCHEBRUNE) que *h. nagtglasii*, qui est décrit comme étant ardoisé dessus. Or, ALLEN (1936) distingue précisément son *argenteus* de *nagtglasii* par la coloration plus grise, alors que ce dernier serait brun-roux (« russet »). Le spécimen de *nagtglasii*, qui a servi de comparaison à ALLEN, est celui signalé au Mount Coffee par MILLER, donc en pleine zone forestière.

Il me paraît raisonnable de n'admettre qu'une seule sous-espèce, soit *hueti hueti*, pour le bloc forestier guinéen et de considérer *Graphiurus nagtglasii* Jentink comme un synonyme.

#### Différences entre *Graphiurus h. hueti* et *G. h. argenteus*.

Quant aux différences entre la sous-espèce occidentale *h. hueti* et la forme de l'Afrique centrale (Cameroun, Gabon, Rép. Centrafricaine), elles ne concernent pas la coloration, qui peut être absolument identique, mais une légère différence de taille, appréciable sur le crâne, et quelques autres caractères décrits ci-dessous.

*Graphiurus hueti argenteus* n'est pas, comme l'écrit PETTER (1963), « un Loir beaucoup plus grand que tous les individus connus, du bloc forestier guinéen, habitat de la forme type *G. h. hueti* ». <sup>1</sup> En effet, nous possédons dans les figures du crâne de *G. h. hueti* publiées par ELLERMAN (1940) une base excellente de comparaison avec les mesures d'*argenteus* publiées par ALLEN (1936). D'autre part, le Muséum de Genève possède un exemplaire d'*argenteus*, pleinement adulte (n° 911.70), récolté par J. L. Perret au Cameroun et qui est presque un topotype (cf. PERRET et AELLEN, 1956). Ce spécimen d'*argenteus* et le *hueti* d'Adiopodoumé présentent une coloration identique.

<sup>1</sup> D'autre part, il n'y a pas « 4 spécimens connus d'*argenteus* », mais bien deux douzaines, si l'on consulte SANDERSON, GOOD, etc.

Voici les principales mesures publiées et inédites de *hueti* et d'*argenteus*, celles de la première colonne étant calculées sur les figures 159 et 160:

	<i>h. hueti</i>		<i>hueti argenteus</i>		
	ELLERMAN, 1940 p. 605	Adiopodoumé ♀ ad., n° 545	AELLEN, 1936 type, Lolodorf	ALLEN, 1936 Efulen	PERRET et AELLEN, 1956 Ngam, Cameroun mesures inédites
Long. tête et corps . . . . .	—	142	145	} 290	158
Queue (avec poils terminaux)	—	145	—		165
Crâne, long. basale . . . . .	32,2	30,0	33,2	33,7	31,7
Long. palatale . . . . .	16,8	15,5	17,0	17,0	16,0
Larg. zygomatique . . . . .	22,0	20,7	22,4	22,3	21,2
Rapp. larg. zygom./long. basale . . . . .	68,3	69	67,5	66,1	66,8

On constate que les dimensions absolues sont légèrement plus grandes chez *argenteus*, quoique le nombre de spécimens soit trop

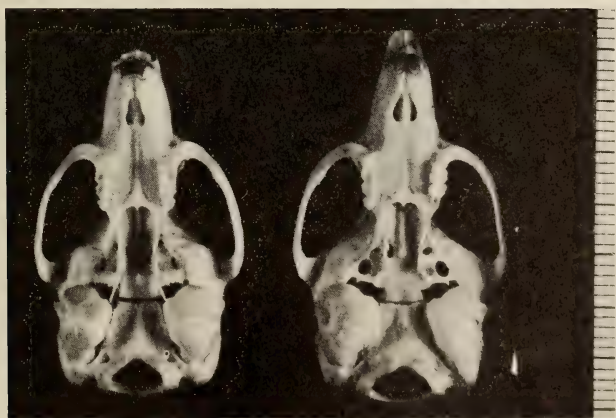


FIG. 3.

*Graphiurus hueti* Rochebr. — A gauche: subsp. *hueti* Rochebr., n° 545, Adiopodoumé. A droite: subsp. *argenteus* (Allen), n° 911/70, Ngam, Cameroun. Phot. G. Dajoz.



faible pour en être sûr. Par contre, il est manifeste que le crâne de *hueti* est relativement plus large, comme le prouve le rapport larg. zygomatique sur long. basale.

L'examen des deux crânes dont je dispose montre aussi une nette différence dans la forme du foramen ovale. Alors que chez *hueti*, il est relativement étroit et s'ouvre obliquement par rapport au plan horizontal (comme le figure aussi ELLERMAN), chez *argenteus* il est presque rond et s'ouvre dans le plan horizontal. Il ne s'agit peut-être là que d'une variation individuelle, comme la largeur du trou occipital qui est nettement plus étroite chez *hueti* (5,5 et 5,6 mm pour 6,2 chez *argenteus*).

***Graphiurus (Claviglis) murinus spurrelli* Dollman**

*Graphiurus spurrelli* Dollman, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 9: 315, 1912.  
Bibianaha, Ghana.



FIG. 4.

*Graphiurus murinus spurrelli* Dollm. — ♂ ad. n° 144, Adiopodoumé.  
Phot. V. Aellen.

Matériel: 3 spécimens.

Adiopodoumé, 26.3.1953, n° 144 ♂ ad. (alcool).

Ndzida, 31.5.1958, n° 473 ♀ immat. (alcool), tiré de nuit dans une maison.

Adiopodoumé, 8.1951, sans n° ♀ ad. (alcool), leg. J. G. Baer.

Coloration: dessus brun roux grisâtre assez clair (poils gris foncé à la base, roux au sommet). Dessous gris-jaunâtre clair. Démarcation assez nette sur les flancs. Queue entièrement cannelle foncé. Jeune: dessus plus foncé et plus gris, mais queue de même teinte que chez les adultes.

Mensurations: en mm

<i>Graphiurus murinus spurrelli</i>	N° 144 ♂ ad.	N° 473 ♀ immat.	Sans n° ♀ ad.
Longueur tête et corps . . . . .	90	72	98
Queue (sans poils terminaux) . . . . .	68	67	86
Queue (avec poils terminaux) . . . . .	85	78	105
Pied postérieur (avec griffes) . . . . .	17	18	17
Oreille (de l'échancrure) . . . . .	11,5	11	10,5
Crâne, longueur totale . . . . .	25,5	—	26,1
Longueur condylo-incisive . . . . .	22,7	—	23,7
Longueur condylobasilaire . . . . .	21,4	—	22,1
Longueur basilaire . . . . .	18,9	—	20,1
Longueur palatilaire . . . . .	7,6	7,8	8,6
Diastème . . . . .	5,3	5,1	6,0
Longueur des os nasaux . . . . .	9,1	8,2	9,5
Longueur du foramen incisivum . . . . .	2,8	2,5	3,0
Largeur zygomatique . . . . .	14,8	—	15,2
Largeur mastoïde . . . . .	12,3	—	12,3
Largeur interorbitaire . . . . .	4,3	4,4	4,4
Largeur max. des nasaux . . . . .	3,1	3,2	3,1
Largeur palatale (entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> ) . . . . .	3,4	3,3	3,4
Largeur entre M <sup>1</sup> -M <sup>1</sup> (externe) . . . . .	5,7	5,7	5,6
Série des molaires sup. (alv.) . . . . .	3,0	3,0	3,0

HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1958) semblent être les premiers à avoir rattaché *spurrelli* à *murinus* comme sous-espèce.

Nos spécimens correspondent bien, quant aux caractères craniens et aux dimensions, à la description de *spurrelli*. Par contre, ils sont un peu plus foncés et plus roux que ne l'indique DOLLMAN.

Ce petit Loir est répandu dans la zone forestière en Guinée Portugaise, en Guinée (ex-Française: Nimba), en Sierra Leone, au

Ghana et au Nigeria jusqu'à la Cross River. En Côte-d'Ivoire, il ne semble pas signalé, si ce n'est par RAHM (1961) qui pense, avec raison sans doute, que les petits Loirs qui habitaient sa maison, à Adiopodoumé, appartenaient à *spurrelli*.

\* \* \*

HEIM DE BALSAC et LAMOTTE (1958) citent une autre espèce de petit Loir, *Graphiurus (Claviglis) c. crassicaudatus* (Jentink), à Bouroukérrou, en basse Côte-d'Ivoire.

### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, G. M. 1936. *A new Genus and a new Subspecies of African Dormouse*. J. Mammal. 17: 292-293.
- et H. J. COOLIDGE. 1930. *Mammals of Liberia*. In R. P. Strong: *The African Republic of Liberia and the Belgian Congo. Harvard African Expedition 1926-1927*. Cambridge, Harvard Univ. Press 2: 569-622.
- DELAFOSSÉ, M. 1897. *Notes concernant l'anthropologie et la zoologie du Baoulé*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 3: 193-198.
- DELANOË, P. 1915. *Au sujet des trypanosomes du type T. Lewisi Kent rencontrés chez des Muridés dans la région de Bouaké (Côte-d'Ivoire)*. Bull. Soc. Path. exot. 8 (2): 80-88.
- ELLERMAN, J. R. 1940. *The families and genera of living Rodents. Vol. I. Rodents other than Muridae*. London: XXVI + 689.
- HATT, R. T. 1940. *Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition*. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 76: 457-604.
- HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. 1958. *Les Soricidae de basse Côte-d'Ivoire*. Rev. suisse Zool. 65: 921-956.
- et V. AELLEN. 1965. *Les Muridae de basse Côte-d'Ivoire*. Rev. suisse Zool. 72: 695-753.
- et M. LAMOTTE. 1958. *La réserve naturelle intégrale du Mont-Nimba. XV. Mammifères Rongeurs (Muscardinidés et Muridés)*. Mém. Inst. Franç. Afrique Noire 53: 339-357.
- JENTINK, F. A. 1888. *Zoological Researches in Liberia. A List of Mammals collected by J. Büttikofer, C. F. Sala and F. X. Stampfli, with Biological Observations*. Notes Leyden Mus. 10: 1-58.
- MILLER, G. S. 1900. *A collection of small mammals from Mount Coffee, Liberia*. Proc. Washington Acad. Sci. 2: 631-649.

- PERRET, J. L. et V. AELLEN. 1956. *Mammifères du Cameroun de la collection J. L. Perret*. Rev. suisse Zool. 63: 395-450.
- PETTER, F. 1963. *Capture de Graphiurus hueti argenteus en République Centrafricaine*. Mammalia 27: 446.
- RAHM, U. 1956. *Beobachtungen an Atherurus africanus (Gray) an der Elfenbeinküste*. Acta trop. 13: 86-94.
- 1961. *Esquisses mammalogiques de basse Côte-d'Ivoire*. Bull. Inst. Franç. Afrique Noire 23 A: 1229-1265.
- ROCHEBRUNE, A. T. 1883. *Faune de la Sénégambie. Mammifères*. Act. Soc. linn. Bordeaux 37 (4<sup>e</sup> sér., vol. 7): 49-204.
- ROSEVEAR, D. R. 1950. *Rodents of Nigeria. Part III — Dormice*. The Niger. Field 15: 100-108.
- 1953. *Checklist and Atlas of Nigerian Mammals*. Lagos: 132 pp.
- THOMAS, O. 1922. *On the Animals known as « Ground-Hogs » or « Cane-Rats » in Africa*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 9: 389-392.
-





Note sur des *Limnaea stagnalis* L. var.  
*lacustris* Stud. élevées dans une mare  
du plateau vaudois

par

**Jean PIAGET**

Professeur à l'Université de Genève

Avec 1 diagramme dans le texte.

Chacun sait que la *Limnaea stagnalis* donne naissance dans les grands lacs de Suisse et de Scandinavie à une variété *lacustris* dont la forme globuleuse semble en relation avec l'agitation de l'eau. Dans les endroits exposés aux vagues et à substrat caillouteux, chaque secousse conduit, en effet, l'animal à adhérer fortement à son support, d'où, pendant la croissance, un agrandissement de l'ouverture et une traction fréquente sur le muscle columellaire, ce qui tend également à raccourcir la spire.

Or, dans une étude parue en 1929<sup>1</sup> nous avons pu d'abord confirmer cette explication par une analyse statistique des variations en fonction de l'agitation de l'eau en nature, par des changements de milieu au cours de la croissance et par des élevages en agitateur. Mais nous avons surtout cherché à montrer que les formes globuleuses des endroits les plus exposés du lac de Neuchâtel et du Bodan correspondaient à une race contractée, demeurant stable en aquarium et que nous avons appelée race V (une race IV un peu moins contractée habite les mêmes lacs et le Léman et les races III à I, d'allongement croissant, se rencontrent dans les baies tranquilles ou les marais).

---

<sup>1</sup> J. PIAGET, 1929.

Un tel fait soulève alors un problème intéressant: si la race V s'est constituée indépendamment de toute influence du milieu, selon les interprétations du mutationnisme classique d'il y a 30 ou 40 ans, pourquoi ne l'observe-t-on pas n'importe où? Rien n'empêche, en effet, qu'elle ne conserve sa contraction en eaux stagnantes, à la manière des *Limnaea ovata*, ou *auricularia*, etc. Or, depuis le temps que l'on publie des catalogues malacologiques, on n'a signalé ces formes *lacustris* que dans certains grands lacs, les formes de marais ou d'étang étant régulièrement allongées.

A quoi notre regretté collègue Guyénot nous a répondu: « Rien n'exclut que des mutations contractées apparaissent un peu partout, au hasard et sans relation avec le milieu, mais que pour des raisons inconnues, comme par exemple une insuffisance d'oxygène ou une action nocive d'acide humique, elles soient éliminées des eaux stagnantes et ne subsistent que dans les grands lacs et précisément aux endroits agités ».

Nous avons alors fait l'expérience qui s'imposait: nous avons placé en juillet 1928 dans une mare du Plateau vaudois (au Jordillon, au-dessus de Cully à 700 m environ d'altitude) un boudin d'œufs de race V (de sixième génération en aquarium). La mare ne contenait jusque là que des *Limnaea peregra*. En septembre déjà nous avons pu récolter une vingtaine d'exemplaires adultes, d'indice 1,39 de contraction (rapport de la plus grande longueur de l'ouverture à la hauteur de la coquille) alors que l'indice de la race V est en moyenne de 1,43 en aquarium (l'indice moyen des *lacustris* est de 1,37-1,50 et celui du type de l'espèce est de 1,78). Depuis lors nous sommes allés faire quelques prélèvements périodiques jusqu'en 1943, date à laquelle la mare a malheureusement été desséchée. Mais nous sommes en possession de 527 exemplaires recueillis pendant quinze ans à l'état vivant, ou mort mais encore épidermé ou parfois déjà blanchi, et cela semble suffire pour se faire une opinion car, sur 270 spécimens récoltés en 1943 l'indice moyen de contraction était toujours de 1,39! Il nous a donc semblé utile de publier les résultats de cette petite expérience de transplantation.

§ 1. Le premier point à examiner est la relation entre les individus qui se sont développés dans la mare du Jordillon et ceux que nous avons élevés en aquarium. Rappelons (*loc. cit.*, pp. 422-3)

que ces derniers, de race V, étaient issus d'une population répandue aux environs du port d'Hauterive (lac de Neuchâtel), d'indice de contraction de 1,35 en moyenne. L'élevage en aquarium nous a donné en six générations 575 exemplaires dont la moyenne a été de 1,43 d'indice de contraction et dont le premier et le dernier quartiles ont été de 1,385 et de 1,495. Les 527 individus du Jordillon ont par contre fourni une moyenne de 1,39, un premier quartile de 1,34 et un troisième de 1,44. Voici la distribution de ces deux populations, en y ajoutant, pour comparaison, 420 exemplaires de la population mère (Hauterive-Monruz: 1,35 de moyenne, premier quartile à 1,32, troisième à 1,39):

TABLEAU I.

Indices de contraction	1,15	1,20	1,25	1,30	1,35	1,40	1,45	1,50	1,55	1,60	1,65	Moy.
Mare du Jordillon (527 ex.)	0	3	26	103	181	136	53	17	4	2	2	1,39
Aquarium (575 ex.)	0	1	8	24	98	224	135	61	22	2	0	1,43
Lac (Hauterive- Monruz) (420 ex.)	2	20	56	93	152	74	17	5	1	0	0	1,35

On constate ainsi ce fait essentiel que la population née dans la mare du Jordillon et multipliée sur place pendant quinze ans n'a rien perdu de la contraction de ses prédécesseurs en aquarium, mais présente au contraire une contraction un peu plus accentuée, intermédiaire entre la précédente et celle de la population mère vivant dans le lac: la moyenne de 1,39 est, en effet, située à mi-chemin exactement des moyennes de 1,43 et de 1,35.

Si la population du Jordillon est un peu moins contractée que celle du lac à Hauterive, c'est naturellement que, en cette station-mère, une certaine contraction phénotypique due aux vagues peut s'ajouter à la contraction génotypique, tandis que les eaux stagnantes du Jordillon ignorent ce facteur.

Par contre, si l'effet d'agitation ne se produit pas en cette mare, un autre effet est de nature à favoriser la contraction: c'est celui de reptation sur la vase, par opposition à la vie sur les plantes aquatiques. On sait à cet égard que dans les canaux où habitent



ordinairement des formes typiques allongées (moyenne: contraction 1,75 à 1,82), les dessications partielles d'automne, durant lesquelles les Limnées rampent sur la fange elle-même, produisent des formes *turgida*, *ampliata*, *gibbosa*, etc., à contractions plus fortes (*loc. cit.*, p. 313, 321, etc.), mais ne dépassant pas 1,69 à 1,65 en moyenne lorsqu'il s'agit des races II-III.

Dans le cas des phénotypes de race V, ce facteur de reptation sur la vase peut jouer un certain rôle, s'ajoutant à celui de la contraction génotypique. C'est ce qui expliquerait pourquoi la population du Jordillon est légèrement plus contractée que celle des aquariums. Effectivement nous avons récolté au Jordillon, notamment vers 1938, un certain nombre de formes à ouverture très dilatée (f. *ampliata*), dont un exemplaire a fourni jusqu'à 34,5 mm de largeur maximale de la coquille pour une hauteur de 37,8 mm. Il va de soi qu'en de tels cas, la contraction est favorisée, et même parfois à tel point qu'on observe un léger relèvement du labre ou bord supérieur de l'ouverture (cf. la var. *bodamica* Cless.), ce qui ne se rencontre pas en aquarium.

Notons, avant de poursuivre, que si le tableau I nous fournit ainsi trois distributions d'individus de même race V dont les différences phénotypiques s'expliquent par les considérations qui précèdent, rien ne nous permet par contre de décider en quoi consisterait une contraction génotypique « absolue » propre à cette race V. On n'observe, en effet, jamais directement un génotype comme tel, même en lignée plus ou moins « pure »<sup>1</sup> puisqu'il est toujours incarné en des formes vivant en un certain milieu et s'accompagnant donc de variations stationnelles ou phénotypiques: le génotype est simplement ce qu'il y a de commun à tous les phénotypes de même race et si nous savons que cette race V existe, c'est qu'en lignées « pures » et en conditions identiques (aquariums de mêmes formes et de mêmes dimensions), elle diffère des produits des races I à IV.

Il subsiste cependant un problème quant aux données du tableau I: si les exemplaires du Jordillon sont en moyenne plus contractés que ceux d'aquarium, pourquoi trouve-t-on en 1943 deux individus de contraction minimale ( $> 1,60$ ), l'un de 1,67 et

<sup>1</sup> On sait aujourd'hui que la notion de pureté est toute relative et qu'en fait n'existent que des populations.

l'autre de 1,68 dépassant les limites de la variabilité en aquarium? La lignée est-elle demeurée « impure » malgré nos précautions (sélection des exemplaires les plus contractés durant cinq générations d'élevages en *aquarium*), ou bien y a-t-il eu entre 1928 et 1943 un léger glissement dans le sens d'un retour au type allongé de l'espèce? C'est ce que nous discuterons plus loin (§ 3 et 4), mais il reste d'abord à dire quelques mots de la taille des individus récoltés.

§ 2. Pour qui a l'habitude de récolter les *Limnaea stagnalis* var. *lacustris* et *bodamica* sur les rives des lacs de Neuchâtel ou de Constance, où elles sont de taille relativement petite, c'est une chose surprenante que de constater la grandeur des exemplaires de forme analogue trouvés dans la mare du Jordillon, du moins pendant les premières années. Il vaut donc la peine de décrire avec quelque précision ces variations de taille, d'autant plus que les dimensions des Limnées soulèvent, de façon générale, de curieux problèmes.

Chacun sait, par exemple, qu'en élevages où toutes les conditions peuvent être maintenues constantes sauf celle que l'on fait varier, la taille des Limnées dépend de la grandeur de l'aquarium et reste d'autant plus petite que celui-ci est moins volumineux. En nature on observe un phénomène sans doute comparable dans le cas des petites var. *arenaria* habitant ces mares exigües et peu profondes, mais l'on ne saurait alors déterminer le rôle éventuel de la nourriture (ou de la température, etc.). Par contre, à comparer les formes de lacs et de marais le problème commence à se compliquer, puisque les lacs sont bien plus vastes: or, les var. *lacustris*, etc., sont plus petites que les formes allongées d'eau stagnantes, sans que la contraction des premières explique cette inégalité; rien n'empêcherait, en effet, ces formes à courte spire mais à ouverture d'autant plus grande d'atteindre les tailles respectables des var. *turgida* Mke, *intermedia* Godet, etc.

Voici donc quelques données comparatives concernant les *lacustris* du Jordillon (par tranches de 100 à 180 selon les années) et les populations mères ou analogues, mais sans nous occuper des petites formes d'aquarium qui n'ont pas d'intérêt à cet égard. Nous y avons ajouté les tailles de 130 exemplaires d'une mare située sur la grève, à Hauterive et qui comprend une population

sur laquelle nous reviendrons (sous § 3), bien distincte de la race V du Jordillon, mais de grandeur analogue :

TABLEAU II.

Hauteurs (en mm)	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	Mé- dians
Hauterive, lac (120 ex. à 1,35)	1	2	9	15	23	28	19	12	7	2	2	0	0	0	0	27
Cortailod (120 ex. à 1,38)	4	8	11	14	28	18	14	12	7	3	0	1	0	0	0	62
Jordillon 1928-37 (120 ex.)	0	0	0	1	1	2	9	14	28	33	19	9	4	0	0	35
Jordillon 1938 (100 ex.)	0	0	0	1	3	4	6	22	26	18	15	3	3	0	0	34
Jordillon 1943 (186 ex.)	0	0	0	1	8	20	34	46	40	18	8	9	2	0	0	32
Mare d'Hauterive (130 ex. à 1,54)	0	0	2	4	5	11	13	21	22	23	14	6	5	3	1	34

On constate ainsi une forte différence de taille entre les individus de la population mère (ou d'une population du même lac mais d'indice de contraction de 1,38 voisin de celui du Jordillon) et la population de même race qui s'est développée dans la mare du Jordillon: les médians caractéristiques sont en effet, de 32-35 contre 26-27. Par contre la taille atteinte au Jordillon est de même ordre de grandeur que celle d'individus vivant dans une mare à Hauterive à 100 m environ de l'endroit où ont été recueillis, mais dans le lac même, les ancêtres de la lignée du Jordillon: or cette mare située sur la grève ne contient que des individus, ou de race IV, ou, ce qui est plus probable, de races III-IV-V mêlées.

On remarque, d'autre part, que la population du Jordillon a légèrement changé de taille entre 1928-1937 et 1943, dans le sens d'un rapetissement progressif. Ce fait est sans doute dû au rétrécissement de la mare, qui a malheureusement été comblée peu à peu jusqu'au jour où elle l'a été complètement. Ce changement de taille nous conduit à chercher s'il n'y aurait pas eu également une variation dans l'indice ou le coefficient de contraction, ce qui est important quant au problème que nous nous posons en cet article de la possibilité de survie des races contractées en eaux stagnantes avec conservation de cette contraction même.

Notons auparavant que, au point de vue de la couleur, la population du Jordillon a conservé jusqu'en 1943 l'albinisme relatif qui caractérise les var. *lacustris* et *bodamica*.



§ 3. Il convient de répartir nos 527 individus du Jordillon en deux groupes suffisamment larges, les 257 exemplaires recueillis entre 1928 et 1938 et les 270 récoltés en 1943 et de comparer les distributions respectives de leurs indices de contraction à un échelon plus fin qu'au tableau I<sup>1</sup>. Nous y ajouterons pour comparaison les indices des 130 spécimens de la mare d'Hauterive (moyenne 1,54) dont il a été question au tableau II. (Voir le tableau III.)

On constate effectivement l'existence d'un léger déplacement entre la première distribution du Jordillon et la seconde: un peu moins d'individus entre les indices 1,20 et 1,32 et un peu plus entre 1,47 et 1,68 avec surtout l'apparition de cinq individus allongés de 1,56 à 1,68. Serait-ce donc le signe d'un retour progressif au type allongé de l'espèce *stagnalis*?

Mais, en premier lieu les courbes de distribution gardent une allure très voisine, avec une même moyenne de 1,39; et, sauf en ce qui concerne les extrêmes, la distribution de 1943 demeure plus proche de celle de la population mère dans le lac à Hauterive que de celle de ses descendants en aquarium (tabl. I).

En second lieu les différences entre les distributions de 1928-1938 et 1943 vont de pair avec un changement de taille (tabl. II) et avec la disparition des nombreux phénotypes de forme *ampliata* et presque *bodamica*: à considérer l'aspect qualitatif des individus récoltés nous nous attendions donc à un déplacement sensible de la moyenne des indices de contraction et avons été surpris de retrouver la valeur constante de 1,39. On peut ainsi attribuer les changements observés à un rétrécissement de la mare, qui a conduit à des modifications phénotypiques orientées dans le sens de celles que l'on constate en aquarium (tabl. I).

En troisième lieu, la chance nous a permis de comparer la population du Jordillon à celle d'une petite mare autrefois située sur la grève à Hauterive (derrière le cordon littoral), à 100 m de la station de lac d'où est issue la lignée du Jordillon: or, la différence des distributions entre les *lacustris* de cette mare d'Hauterive et celles du Jordillon est frappante et parle nettement en faveur de la stabilité de la lignée du Jordillon.

---

<sup>1</sup> Le tableau I ne comporte qu'un échelon de 5 pour rendre la comparaison possible avec les six générations élevées en aquarium, dont les représentants étaient trop peu nombreux pour permettre un échelon de 3 (*loc. cit.*, p. 422).



TABLEAU III.

Indices de contraction	1,20	1,23	1,26	1,29	1,32	1,35	1,38	1,41	1,44	1,47	1,50	1,53	1,56	1,59	1,62	1,65	1,68	J
Jordillon 1928-1938 (257 ex.)	1	4	7	23	40	47	54	41	27	6	4	3	0	0	0	0	0	0
Jordillon 1943 (270 ex.)	0	1	4	17	34	50	68	37	26	15	7	6	1	1	1	1	1	0
Mare d'Hauterive (130 ex.)	0	0	0	0	1	2	4	6	8	12	17	21	18	16	15	7	2	1

Mais il reste, en quatrième lieu, les cinq exemplaires de 1,56 à 1,68 trouvés au Jordillon en 1943 sans équivalent en 1928-1938. Seulement deux circonstances atténuent sensiblement la valeur de cette constatation. La première est que, à comparer les formes de race V d'aquarium à celles du lac, on constate déjà l'existence d'extrêmes orientés dans ce sens dans la courbe des fréquences (jusqu'à 1,64 dans la deuxième en aquarium: tableau I et *loc. cit.*, p. 423). La seconde est que rien ne prouve, malgré nos sélections, que la lignée d'Hauterive-Jordillon soit entièrement pure. La raison en est que la station d'où proviennent les individus-souches de cette lignée est située à 200 m environ du petit port d'Hauterive où vit une population de 1,55 d'indice de contraction (donc de race IV ou mélangée) et que, entre deux se trouve sur la grève la mare à individus de 1,54 en communications temporaires avec le lac. D'autre part, rappelons que, juste en-dessous de la zone littorale où habitent les var. *lacustris* Stud. et *bodamica* Cless. s'étend une zone sublittorale occupée par une petite variété allongée, que nous avons appelée *Bollingeri*: or les croisements et les intermédiaires sont fréquents entre ces var. *lacustris* et *Bollingeri*, ce qui conduit également à douter de la pureté des populations sur lesquelles on travaille. Il est donc difficile d'invoquer ces cinq exemplaires de 1,56 à 1,68 (sans discontinuité avec les autres) comme indice d'un retour au type *stagnalis* allongé de l'ensemble de la population du Jordillon, alors que la partie centrale des fréquences ne se déplace pas.

§ 4. Il est alors utile, pour compléter cette discussion, de comparer maintenant la population du Jordillon à l'ensemble des distributions des individus lacustres et non-lacustres, ce qui nous permettra de poser le problème en sa généralité. Voici donc un dernier tableau, comprenant à l'échelon de 3 les indices de contraction de 7 600 individus de la faune littorale des lacs de Suisse romande, 8 000 individus d'eaux stagnantes indépendantes des lacs, 1 000 individus de mares communiquant avec les lacs (ou des mares très proches comme celle d'Hauterive) et les 527 individus du Jordillon:

On constate d'abord que la distribution des formes du Jordillon est presque entièrement comprise dans les deux premiers quarts des formes de lac littorales, ce qui constitue un premier résultat essen-

TABLEAU IV.

Indices de contraction	1,14	1,17	1,20	1,23	1,26	1,29	1,32	1,35	1,38	1,41	1,44	1,47	1,50	1,53	1,56	1,59	
Individus non-lacustres (8 000) . .	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	5	20	52	120	
Individus lacustres (7 600) . . . .	3	8	32	65	126	200	302	409	513	630	692	742	743	704	642	530	
Mares du littoral <sup>1</sup> (1 000) . .	0	0	0	0	0	0	0	1	5	8	17	29	78	89	103	135	
Mare du Jordillon (527) . . .	0	0	1	5	11	30	74	97	122	78	53	21	11	9	1	1	
Indices de contraction	1,62	1,65	1,68	1,71	1,74	1,77	1,80	1,83	1,86	1,89	1,92	1,95	1,98	2,01	2,04	2,07	2,10
Individus non-lacustres (8 000)	257	440	658	870	1 042	1 053	853	646	434	237	128	54	22	6	3	1	
Individus lacustres (7 600) .	422	325	267	191	150	94	26	22	19	9	6	4	3	2	1	1	
Mares du littoral <sup>1</sup> (1 000)	132	134	94	68	41	23	20	4	3	2	2	2	2	1	1	1	
Mare du Jordillon (527)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

<sup>1</sup> Ou mares communiquant avec les lacs.

tiel. En second lieu ces formes échappent presque totalement au domaine des variations non-lacustres: le premier millésime de ces formes d'eau stagnante étant de 1,529 (sur 65 000 exemplaires en tout: *loc. cit.*, p. 311), il n'y a donc que 14 spécimens du Jordillon, soit le 2,6%, qui franchissent cette frontière minimale. En troisième lieu et surtout, la distribution des formes du Jordillon est nettement distincte de celle des mares communiquant avec les lacs ou des mares situées derrière le cordon littoral, comme nous l'avons vu au tableau III pour celle de la grève d'Hauterive. Or, ce dernier résultat nous paraît décisif, car il montre que, en quinze ans, c'est-à-dire en une vingtaine de générations<sup>1</sup>, une lignée de race V conserve en eaux stagnantes et en conditions naturelles des caractères sensiblement différents de ceux que d'autres races (notamment IV et III) peuvent présenter en des situations beaucoup plus proches des stations proprement lacustres.

§ 5. *Conclusion.* — Le but de cette expérience de transplantation était de montrer qu'un génotype contracté de *Limnaea stagnalis*, comme il s'en est constitué dans les seuls endroits les plus exposés aux vagues des lacs de Neuchâtel et de Constance, etc., peut survivre en eaux stagnantes et y conserver son caractère de contraction. Ainsi tombe l'hypothèse selon laquelle de tels génotypes de race V pourraient apparaître partout au hasard mais seraient éliminés des marais ou des mares pour des raisons variées excluant sa survie en de tels milieux.

Une autre hypothèse pour expliquer la localisation apparemment si spéciale de nos génotypes de race V consisterait à supposer que des mutations contractées surgissant n'importe où seraient en fait partout « dominées » lors de leurs croisements avec les formes allongées. Mais nous avons pu montrer (*loc. cit.*, p. 427) que le croisement des races I et V n'aboutissait pas à une dominance mais à la production d'une première génération d'intermédiaires avec possibilité de ségrégation ultérieure. Si la race V apparaissait n'importe où, son développement devrait donc au moins entraîner, en cas de croisements, des déviations notables des indices de contraction en eaux stagnantes, ce que l'on n'a pas observé jusqu'ici. Pourquoi, d'ailleurs ne rencontrerait-on jamais de ces formes

---

<sup>1</sup> Cinq au *minimum* et trente au *maximum*.



contractées à l'état pur, comme on recueille des races I (*subula*) sans croisements ni mélanges?

Au vu des résultats de l'expérience du Jordillon il nous paraît donc plus difficile encore qu'auparavant d'expliquer, sans recourir sous une forme ou une autre aux influences du milieu, pourquoi la race V ne se produit qu'aux endroits agités des grands lacs, alors qu'elle pourrait aussi bien vivre partout ailleurs.

Qu'on nous permette à ce sujet une remarque oubliée lors de notre étude de 1929 et qui nous est venue à l'esprit tôt après sa parution <sup>1</sup>. La race V a été trouvée en Suisse dans les seuls lacs de Neuchâtel et de Constance, tandis que le Léman ne semble connaître que la race IV (un peu moins contractée), comme ceux de Bienne et de Morat <sup>2</sup>, et que les grands lacs des Quatre-Cantons, de Zurich, de Lugano, de Côme, etc., ignorent les formes contractées (les formes allongées ou *turgida* qui les habitent sont alors confinées dans les baies tranquilles et dans les phragmitaies fangeuses). Or, outre les facteurs d'exposition aux vents, etc., que nous avons mentionnés pour expliquer ces différences, il en est un qui est fondamental: c'est la présence, dans le complexe agitation-substrat, de rives non seulement caillouteuses mais encore d'inclinaison assez faible pour que les vagues agissent sur une large surface. Lorsque la profondeur de l'eau augmente trop rapidement, ou bien les Limnées sont rares ou elles trouvent un refuge rapide en descendant quand les vagues deviennent fortes, tandis que sur une pente caillouteuse et faiblement inclinée les conditions sont optimales pour une action de cinétogenèse. Il semble alors évident que de telles conditions sont précisément réalisées au *maximum* dans le Bodan et le lac de Neuchâtel, tandis qu'elles le sont au *minimum* dans les lacs subalpins.

Cela dit, les données du problème soulevé par nos Limnées sont les suivantes:

1. La contraction phénotypique s'explique aisément, dans la nature, par un effet de cinétogenèse en fonction du complexe agitation  $\times$  substrat.
2. Dans les stations lacustres où cette contraction phénotypique est maximale, et seulement dans celles-là (qui coïncident donc

<sup>1</sup> Et peut-être sur la suggestion de J. Favre.

<sup>2</sup> Ou une forme intermédiaire entre IV et V (voir *loc. cit.* p. 525).

avec les conditions optimales agitation  $\times$  substrat) on trouve un génotype (race V) orienté dans le même sens.

3. Cette modification héréditaire pourrait se produire n'importe où <sup>1</sup>, puisque rien n'empêche une forme contractée de vivre en eaux stagnantes (comme le prouvent les tableaux I et III-IV): or on ne l'a signalée nulle part sauf précisément dans les conditions de n° 2.
4. Peut-on alors admettre, d'un point de vue probabiliste, que l'apparition de génotypes contractés se produise par hasard sur les seuls points où une contraction phénotypique maximale résulte de l'agitation de l'eau par cinétogenèse ou existe-t-il une liaison causale entre ces contractions phénotypique et génotypique?

C'est là un simple cas particulier de ces situations innombrables où une variation d'abord non héréditaire semble ensuite se fixer. Mais l'intérêt de ce cas particulier est qu'ici tout paraît se passer en un domaine simplement mécanique: celui des mouvements de l'animal au cours de sa croissance et des répercussions de cette motricité sur la forme de la coquille <sup>2</sup>. L'action apparente du milieu sur la forme héréditaire n'en est que plus frappante.

En notre article de 1929 nous appelions donc de nos vœux la venue d'une position théorique susceptible de constituer un *tertium* entre le lamarckisme, qui expliquait tout par le milieu mais n'a pas été vérifié par l'expérience, et le mutationnisme classique, qui ne disposait que des seules notions de variations atomistiques aléatoires, sans relations avec le milieu, et de leur sélection après coup, par mort ou survie des organismes porteurs de telles variations. Or, il semble que l'on soit en voie aujourd'hui de s'acheminer vers une telle position conciliatrice, grâce à la génétique des populations et aux travaux particulièrement frappants de C.H. WAD-DINGTON (1957). Il peut donc être intéressant de situer notre problème en de telles perspectives.

---

<sup>1</sup> Ou tout au moins dans tous les lacs, ce qui est loin d'être le cas (lacs insubriens, etc.).

<sup>2</sup> Voir au sujet d'un tel problème général l'intéressant article de E. BINDER (1963). Nous saisissons cette occasion pour remercier très vivement notre collègue Binder pour toutes les informations qu'il a bien voulu nous communiquer.

I. Le génome n'apparaît plus actuellement comme une collection d'éléments discontinus ou atomiques agissant isolément, mais comme un système organisé et surtout fonctionnel, tel qu'un gène n'agit jamais seul et qu'il existe, en plus des gènes structuraux, des gènes régulateurs ou modificateurs (on distingue d'ailleurs les unités de mutations, les unités de recombinaison et celles de fonction ou cistrons). Ce système est en continuelle disponibilité active, puisque les mutations vraies (distinctes des déficiences irrécupérables) ont un taux constant, en moyenne ( $n$  pour la mutation directe,  $\nu$  pour son inverse avec équilibre mobile variable) et constituent une sorte de scanning<sup>1</sup> ou de production spontanée et combinatoire de toutes les possibilités compatibles avec le système. Les génomes sont en outre des systèmes comportant diverses formes d'équilibre, des déséquilibres et des rééquilibrations avec compensations possibles des mutations défavorables (cf. l'expérience classique de Dobzhansky et Spassky).

Inutile de rappeler l'activité synthétique des gènes au cours du développement ontogénétique, échelonnée dans le temps et dans l'espace grâce à des jeux d'activations et d'inhibitions dont on commence à peine à entrevoir les mécanismes complexes.

II. La sélection, de son côté, n'est plus conçue aujourd'hui comme un simple triage absolu, mais comme l'ensemble des processus qui modifient les proportions du génome, conçues en tant que probabilités de survie ou d'adaptation. La sélection, qui atteint finalement les gènes régulateurs autant que les structuraux, dépend de deux facteurs, généralement conjoints :

1. Les facteurs indirects (appelés aussi externes) ou d'élimination.
2. Les facteurs directs (appelés parfois internes), tels que la longévité, la vigueur, la plasticité, etc., dépendant naturellement du milieu comme de l'organisme.

Mais surtout, comme y a insisté Waddington, la sélection ne porte jamais immédiatement sur les gènes, mais exclusivement sur les phénotypes en tant qu'interactions entre le génome et le milieu. D'un tel point de vue la sélection est un choix des meilleures « capacités de réponses au milieu ».

<sup>1</sup> Cette excellente expression est de E. Binder.



Au total, la sélection constitue donc une modification de l'équilibre du système génétique, procédant d'une façon comparable à celles dont on concevait autrefois l'action d'un facteur extérieur sur l'organisme, mais substituant à l'action causale simple une action de forme probabiliste sur les proportions d'une pluri-unité. En d'autres termes, le caractère qui s'ajoute ou se retranche est conçu, non plus comme l'expression d'une adjonction ou d'un retranchement absolu, mais comme le résultat d'un changement de proportions dans un système organisé. C'est pourquoi on ne parle souvent plus de « mutation nouvelle » mais d'une rééquilibration nouvelle qui modifie le système génétique en sa totalité<sup>1</sup> (il faut d'ailleurs bien réserver aussi l'apparition possible de gènes nouveaux, puisque leur nombre est variable selon les groupes).

III. Il résulte de ce qui précède que l'on peut distinguer deux sortes d'actions possibles du milieu sur le système génétique, qui se relie d'ailleurs l'une à l'autre de façon continue. Supposons un système génétique  $G$ , comportant par rapport à un milieu  $M$  modifié en  $M'$  trois groupes d'éléments (structuraux, régulateurs, etc.):  $A$ , etc., neutres;  $B$ , etc., favorables et  $C$ , etc., défavorables. Les deux sortes d'actions possibles du milieu  $M'$  sont alors les suivantes:

1. La sélection au sens indirect (II sous 1) élimine les phénotypes dans lesquels prédominent les  $C$  sur les  $B$  et favorise ceux de proportion inverse; c'est-à-dire élimine les individus à caractères  $c$  (issus de  $C$ , etc.) développés et à caractères  $b$  (issus de  $B$ , etc.) peu développés, et favorise les individus à caractères inverses.
2. Mais cette mort ou cette survie des phénotypes (valeurs adaptatives  $w$  de 0 à 1) n'est que l'aboutissement, à un stade quelconque, d'une croissance continue des individus et celle-ci pourrait déjà donner lieu au même processus, mais sous une forme plus directe: les facteurs  $B$ , etc., peuvent bénéficier d'un fonctionnement renforcé par le milieu dans la production des caractères  $b$ , tandis que le fonctionnement des éléments  $C$  peut être constamment inhibé dans la production des carac-

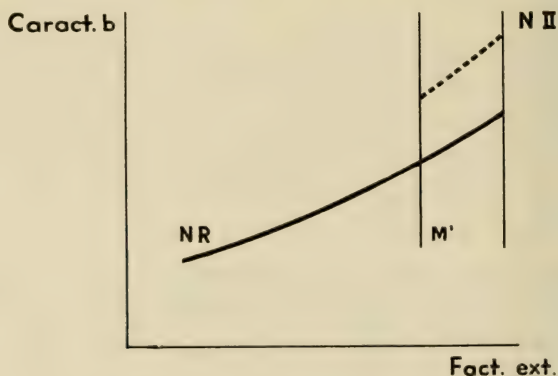
<sup>1</sup> Et cela d'autant plus que la notion de mutation semble céder le pas, en importance, à celle de la « recombinaison des gènes ».



tères *c* à cause des obstacles opposés par le milieu pendant la croissance. Cette modification des « réactions » correspond à ce que Waddington appelle la « réponse » des génotypes à une « tension » (stress) du milieu; elle aboutit à une rééquilibration se manifestant par un changement de proportions, équivalant donc à ce que donne la sélection directe (sous II 2).

Ce processus 2 n'est que l'expression de la formation de phénotypes adaptés, mais il reste à distinguer le cas où l'équilibre atteint demeure momentané (spécial aux individus) et celui où il devient stable par « assimilation génétique ». Et la question demeure d'établir si cette assimilation génétique peut résulter de ces processus de forme 2 ou si elle exige une sélection par élimination (III 1 ou II 1).

IV. On appelle « norme de réaction » ou norme adaptative d'un génotype ou d'une population l'ensemble des phénotypes qu'ils peuvent produire dans les milieux occupés, en fonction de la variation de l'un des facteurs de ce milieu (voir la fig. 1, sous *NR*). Dans le cas où un milieu restreint *M'* est séparé des autres à l'extrémité de la norme de réaction (voir sur la fig. 1, les deux barres



verticales encadrant *M'*), on assiste alors à un déplacement de la norme de réaction dans le sens du renforcement du caractère *b* (voir *N II* en pointillé)<sup>1</sup>. C'est le cas de nos *Limnées* en eau agitée.

<sup>1</sup> Dans le cas de la fig. 1 (dont le schéma est suggéré par E. Binder), on aurait en abscisse l'augmentation de l'agitation de l'eau et en ordonnée (caractère *b*) la contraction progressive de la spire (de 189 à 1,31 mais en montant).

Ce déplacement (*N II*) peut résulter de deux processus, agissant l'un sans l'autre ou de façon conjointe:

1. Le premier est la sélection par élimination (voir *III* sous *I*): les phénotypes à caractères *c* non favorables (allongement de la spire) sont éliminés, ceux à caractères *b* (contraction) sont favorisés et les croisements entre un certain nombre de porteurs de *b* donnent un déplacement de la norme parce que, en situation habituelle, ils sont noyés dans la masse des variations de toutes sortes, d'où une faible proportion de caractère *b*, tandis qu'avec la sélection par élimination, les proportions changent et le caractère *b* devient prégnant.
2. Mais le même résultat peut être atteint par un processus de forme *III 2*. Pendant toute la croissance de l'animal les actions des gènes *C*, etc., sont bloquées par les résistances du milieu et les actions des gènes *B*, etc., sont favorisées. Comme l'action morphogénétique des gènes constitue un processus fonctionnel continu (action de l'ADN sur l'ARN sous ses diverses formes et de là sur les protéines) les résistances et les renforcements systématiques dus au milieu ne peuvent qu'obliger à des rééquilibrations de proche en proche dont nous ne savons pas jusqu'où elles remontent dans la direction du génome: il peut donc se produire une « réponse » génétique au sens de Waddington, et, passé un certain seuil, une « assimilation génétique » au sens d'une consolidation.

La différence entre ces deux processus possibles 1 et 2 est que, en 1, il y a préformation des caractères nouvellement apparus et que, en 2, la rééquilibration peut se traduire par une réorganisation et une « réponse » nouvelles.<sup>1</sup>

V. L'exemple de nos *Limnaea stagnalis* var. *lacustris* fournit quelques indices en faveur de la solution 2: en effet, du moment

<sup>1</sup> Certes, il est d'usage de maintenir une opposition plus ou moins radicale entre l'activité synthétique du génome, intervenant au sein du « système épigénétique », donc susceptible de variations en interaction avec le milieu, et la structure même du génome, invariante à ce second point de vue. Mais si l'on exclut à la fois une préformation intégrale des variations nouvellement apparues et un mode de formation entièrement aléatoire, il ne reste qu'à faire appel à ce processus *III 2* (en plus de *III 1*), en dehors duquel la notion de « réponse » perd sa signification.

que la race V contractée peut vivre dans les étangs comme au Jordillon, et pas seulement dans les lacs, et que la race III encore allongée donne dans les lacs des variations individuelles très suffisamment contractées pour vivre sur des grèves agitées (mais sans conserver leur contraction en aquarium), on voit mal comment aurait procédé la sélection par seule élimination (de type 1). On voit encore plus mal comment les deux races lacustres IV et V, de contraction croissante, se seraient différenciées par élimination seulement (sélection de type 1) alors que la contraction de la race IV est largement suffisante pour assurer la survie aux endroits les plus agités; au contraire une sélection « directe » ou de type 2 résulterait facilement d'une action cumulative du milieu.

On répondra certes que ce ne sont pas là des preuves et que pour voir si les races IV et V n'étaient pas préformées dans les populations de marais il eût au moins fallu introduire dans la mare du Jordillon des races I à III et examiner si la population ainsi mêlée avec la race V aurait ou non dépassé la norme habituelle de réaction. C'est ce que nous aurions naturellement fait si la mare n'avait pas été asséchée.

A défaut de ce contrôle, un examen détaillé des distributions en nature est déjà instructif. A cet égard trois remarques s'imposent :

a) La distribution des stations non-lacustres s'étend, au point de vue de l'indice de contraction, de 1,65 à 1,89 (moyennes des populations par station sur 209 stations de Suisse romande) avec donc un écart de 0,24 entre les extrêmes. Celle des stations lacustres descend jusqu'à 1,31 (lac de Neuchâtel) ce qui comporte un dépassement de 0,34 par rapport aux stations précédentes ( $1,65 - 1,31 = 0,34$ ), supérieur à 0,24. Il est ainsi douteux que les formes lacustres contractées de races IV et V résultent d'un simple triage parmi des variations préformées et ne constituent pas une « réponse » nouvelle au sens où Waddington dit que toute modification du système des gènes est une réponse à une tension du milieu.

b) Les populations contractées de races IV et V ne sont pas séparées de celles de races allongées comme le sont celles d'étangs ou de lacs distants de quelques kilomètres: non seulement la race III donne, comme on vient de le rappeler, des phénotypes contractés, mais encore les populations littorales *lacustris* (IV) ou

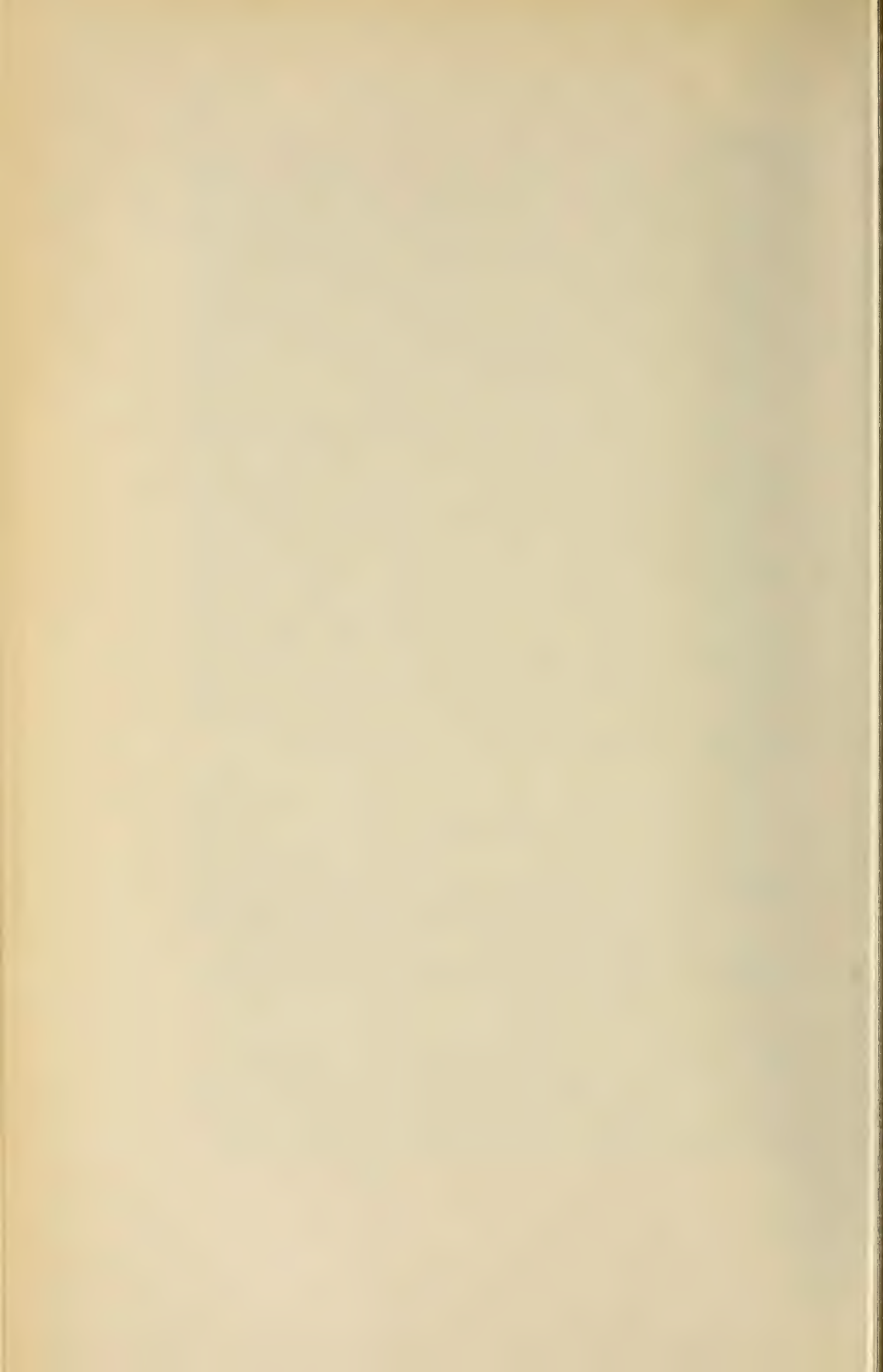
*bodamica* (V) sont en contact constant avec les populations sublittorales allongées de var. *Bollingeri*. A la page 338 de notre étude de 1929 on trouve un tableau de 600 exemplaires de la Pointe-du-Grain (lac de Neuchâtel) dont la courbe bimodale (modes à 1,35 et 1,70-1,75) donne tous les intermédiaires entre 1,20 et 2,10 et entre les deux modes *lacustris-bodamica* et *Bollingeri*. Or, comme rien n'empêche la race III dont est sans doute issue la var. *Bollingeri* de fournir des variations individuelles contractées, une sélection procédant uniquement par éliminations est ici peu probable, tandis que la sélection de type 2 l'est bien davantage.

c) Pour en revenir aux races IV (*lacustris* du Léman, des lacs de Bienne et de Morat et d'un grand nombre de stations du lac de Neuchâtel) et V (*Bodamica* du Bodan et des grèves les plus exposées du lac de Neuchâtel), la première fournit en nature des populations de 1,40 à 1,45 en général de moyennes mais peut se contracter jusqu'à 1,37 (Crans au Léman, etc.), et la seconde des populations de 1,30 à 1,40 et un peu plus. Comment donc admettre qu'entre deux populations de races IV et V à moyennes égales de 1,37 à 1,40 la sélection ait pu résulter d'une simple élimination? Tout semble indiquer, au contraire, en cette situation que le changement de proportions du système génétique résulte d'une « réponse » au sens de Waddington, acquise fonctionnellement par les phénotypes et qui s'accroît en passant de la race IV à la race V.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BINDER, E. 1963. *La forme et l'espace*. Musées de Genève, n° 36.  
PIAGET, J. 1929. *L'adaptation de la Limnaea stagnalis aux milieux lacustres de la Suisse romande*. Rev. suisse Zool. 36: 263-531, pl. 3-6.  
WADDINGTON, C. H. 1957. *The Strategy of the Genes*. Allen and Unwin (London).
-





# Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* Guer. (*Lepidoptera*)

von

**Rainer EIGENMANN**

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 28 Textabbildungen

## INHALT

1. EINLEITUNG . . . . .	790
2. MATERIAL UND METHODE . . . . .	791
3. BAU DES IMAGINALEN MUSKELS	
A. Anatomie . . . . .	792
B. Histologie . . . . .	794
4. BAU DES DIAPAUSEMUSKELS	
A. Anatomie . . . . .	796
B. Histologie . . . . .	797
5. DIE HERKUNFT DER MYOBLASTEN . . . . .	798
6. ENTWICKLUNG DER DORSOLONGITUDINALEN FLUGMUSKELN	
A. Bei Tieren mit Diapause	
a) <i>Anatomie</i> . . . . .	803
b) <i>Histologie</i> . . . . .	807
B. Bei Tieren ohne Diapause	
a) <i>Anatomie</i> . . . . .	815
b) <i>Histologie</i> . . . . .	816
C. Kennzeichen des Histogeneseverlaufes. . . . .	817

7. DISKUSSION DER ERGEBNISSE	
A. Amitosen und Kernreihenbildung . . . . .	819
B. Typus der Flugmuskeln von <i>Antheraea pernyi</i> . . . . .	820
C. Vergleich mit den Muskeln anderer Insekten . . . . .	821
8. BIOCHEMIE DER FLUGMUSKELENTWICKLUNG	
A. Methoden	
a) <i>Extraktion von Aktomyosin</i> . . . . .	823
b) <i>Viskositätsmessung</i> . . . . .	823
B. Resultate . . . . .	825
C. Diskussion der Ergebnisse . . . . .	832
9. ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	835
10. LITERATURVERZEICHNIS . . . . .	838

## 1. EINLEITUNG

Über Struktur und Entwicklung der Insektenflugmuskeln wurde schon sehr viel gearbeitet. Untersuchungen über die Muskelphysiologie, vor allem aber die Arbeit von NÜESCH (1962) „Zur Entwicklung der Muskelfunktion“ deckten neue Gesichtspunkte auf, sodass sich eine Nachprüfung der Muskelentwicklung aufdrängte. Es ergab sich die Notwendigkeit einer genauen Kenntnis mancher struktureller Einzelheiten der verschiedenen Entwicklungsstadien, zudem aber auch der Wunsch, einiges über die Muskelentwicklung von der Seite der Biochemie zu erfahren.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, an den dorsolongitudinalen Flugmuskeln einer Saturniide den Differenzierungszustand für die verschiedenen Entwicklungstage festzustellen, um damit eine Grundlage für die Beurteilung der Muskelfunktion zu schaffen. In einem zweiten Teil wurde ausserdem das Auftreten des Muskelproteins Aktomyosin qualitativ geprüft, das nach REICHEL (1960) das Substrat der Muskelkontraktion darstellt.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Professor Dr. H. Nüesch. Meinem verehrten Lehrer danke ich recht herzlich für die wertvollen Anregungen und das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte. Mein Dank gilt auch Frau Prof. Dr. H. Portzehl (physiologisches Institut, Bern), die mir in zuvorkommender Weise ihre Erfahrungen über Aktomyosin mitteilte.

## 2. MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekte für die histologische Bearbeitung der Muskelentwicklung dienten Puppen und Imagines von *Antheraea pernyi*, dem chinesischen Nachtpfauenaug. Diese Art aus der Familie der Saturniiden ist sehr leicht züchtbar, ein Vorteil, der vor allem für den Materialbedarf bei den biochemischen Untersuchungen ins Gewicht fiel. Da über die Art *Antheraea polyphemus* schon einige Angaben publiziert sind und an dieser Art vor allem auch die Funktionsentwicklung durchgeführt wurde (NÜESCH, 1962), wurde die Muskelentwicklung bei *A. polyphemus* vergleichsweise studiert. Die biochemischen Untersuchungen betreffen ausschliesslich *A. pernyi*.

Die Metamorphose von der Larve zur geschlechtsreifen Imago kann auf zwei verschiedene Arten erfolgen. Die Entwicklung setzt entweder sofort nach der Verpuppung ein (Entwicklung ohne Diapause) oder auf die Verpuppung folgt eine mindestens 10 Wochen dauernde Diapause. Welcher Entwicklungsmodus eingeschlagen wird, hängt nach TANAKA (1950, zit. nach LEES, 1955, S.15), von der Belichtungsdauer während der Larvenzeit ab. Bei einer täglichen Belichtung von 16-24 Stunden oder aber bei dauernder Dunkelheit entwickeln sich die Tiere ohne Diapause. Dies ist in der freien Natur bei der Frühjahrsgeneration verwirklicht. Dagegen schaltet die von der Frühjahrsgeneration erzeugte Sommergeneration normalerweise eine Diapause ein. Diapausepuppen erhält man auch durch eine tägliche Belichtungszeit von 6-12 Stunden. In beiden Fällen benötigt die Differenzierung der Imago 21 Tage.

Beim Verfolgen der morphologischen und histologischen Entwicklung der Muskeln, sowie für genau datierte biochemische Untersuchungen ist eine genaue Kenntnis des Entwicklungsalters der Puppen notwendig. Für die Altersbestimmung verwendete ich die Zeittabelle von *A. polyphemus* (NÜESCH, 1965), die im grossen und ganzen auch für *A. pernyi* gilt. Nur für die ersten fünf Entwicklungstage<sup>1</sup> kann die Tabelle nicht verwendet werden, da die enfängliche Entwicklung der Genitalorgane bei beiden

---

<sup>1</sup> Entwicklungstage werden in dieser Arbeit nur mehr als Tage bezeichnet, z.B.: 9. Tag = 9. Entwicklungstag = 9. Tag nach Beginn der Imaginalentwicklung.



Arten verschieden verläuft. Diese ersten Entwicklungsstadien fixierte ich in 24-stündigem Rhythmus nach Entwicklungsbeginn, der nach meiner Erfahrung nach einer 10-wöchigen Diapause bei 4° C im Kühlschrank 1 Tag nach der Entnahme aus dem Kühlschrank und Aufbewahrung im Thermostat bei 24° C eintritt.

Sämtliche Objekte für die anatomische Präparation und die histologischen Schnittserien wurden im Pikrinsäure-Alkohol-Gemisch in der Modifikation von BOUIN-DUBOSCQ fixiert. Die histologischen Präparate wurden nach der Methylbenzoat-Celloidin-Methode nach PETERFI in Paraffin übergeführt. Die Schnittdicke beträgt 7-10  $\mu$ .

Alle histologischen Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Zur Auszählung der Muskelkerne von adulten Muskelfasern stellte ich Totalpräparate von Muskelfasern her, die ich mit Eisenhämatoxylin nach WEIGERT ganz schwach anfärbte. Dadurch wurde erreicht, dass sich die Kerne vom übrigen Muskelgewebe gut abzeichneten.

Die Darstellung der histologischen Strukturen erfolgte mit Hilfe des Zeichentubus „WILD HEERBRUGG“. Alle Zeichnungen sind in gleicher Vergrößerung (910  $\times$ ) wiedergegeben, um den Vergleich der einzelnen Entwicklungszustände zu erleichtern.

Die bei den biochemischen Untersuchungen angewandten Methoden werden in Kapitel 8 (Seite 822) beschrieben.

### 3. BAU DES IMAGINALEN MUSKELS

#### A. ANATOMIE

Die dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* sind sehr stark ausgebildet und füllen die mediane Hälfte des Mesothorax. Wie bei *A. polyphemus* (NÜESCH, 1953) ist der Muskel des Mesothorax in fünf Bündel unterteilt, die sich deutlich voneinander abgrenzen. Die Insertionsstellen, wie sie für *A. polyphemus* beschrieben sind, gelten auch für *A. pernyi*: Das ventralste Muskelbündel *a* entspringt am Phragma I des Mesothorax, Bündel *b* am Praescutum und die Bündel *c*, *d* und *e* am Scutum des Mesothorax. Alle fünf Bündel inserieren am Phragma II und am Postnotum des Mesothorax.

Die einzelnen Bündel sind verschieden gross, wie dies aus Abbildung 1 ersichtlich wird. Diese Tatsache verdeutlicht auch eine Auszählung der Muskelfasern der einzelnen Bündel, die an einem

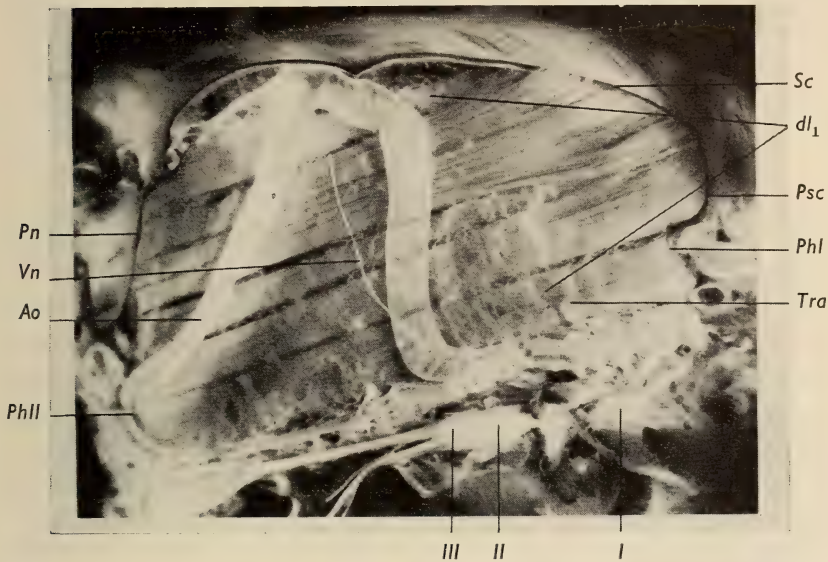


Abb. 1.

Dorsolongitudinaler Flugmuskel, rechte Hälfte des Mesothorax einer Imago.  
Vegr. 9,55 ×.

Ao = Aorta, dl<sub>1</sub> = dorsolongitudinaler Flugmuskel, Ph = Phragma, Pn = Postnotum, Psc = Praescutum, Sc = Scutum, Tra = Tracheengeflecht, Vn = Vorderflügelnerve II N 1b, I, II, III = Thoraxganglien.

mittelgrossen Tier vorgenommen wurde. Bündel a enthielt hier 414, b 427 und c 458 Muskelfasern, Bündel d ist mit 699 Muskelfasern am stärksten ausgebildet. Das dorsalste Muskelbündel e setzte sich aus 458 Muskelfasern zusammen. Die Zahl der Fasern in Bündel d mag gegenüber den Werten der übrigen Bündel etwas hoch erscheinen, doch muss man die grössere Ausdehnungsmöglichkeit in lateraler Richtung in Betracht ziehen. Die dorsoventralen Muskeln verlaufen von dorsolateral nach ventral-median. Die Gesamtfaserzahl pro Hälfte eines Mesothorax von *A. pernyi* beträgt somit 2450 Fasern. Für *A. polyphemus* gibt NÜESCH (1957b) als

Mittel von acht Tieren 2354 Muskelfasern an in der Variationsbreite von 1809-2947. Wegen dieser guten Übereinstimmung unterliess ich weitere Auszählungen.

Die Innervation der dl-Muskeln erfolgt durch die Äste des Vorderflügelnerve II N 1 b, also den gleichen Nerven, den NÜESCH (1957a) an *Antheraea polyphemus* beschrieb.

## B. HISTOLOGIE

In den Schnittserien durch adulte dl-Muskelfasern können folgende Merkmale festgestellt werden: Die einzelnen Muskelfasern weisen bei 50 Messungen einen mittleren Durchmesser von  $44,25 \mu$  auf, die Extremwerte liegen bei  $29,1 \mu$  und  $69,9 \mu$ . Eine Muskelfaser ist aus ca. 980 Myofibrillen aufgebaut, die Werte schwanken zwischen 804 und 1072 ( $n = 25$ ). Die Berechnung der durchschnittlichen Myofibrillenzahl einer Muskelfaser erfolgte durch Auszählung der Fibrillen eines Muskelfaserquerschnittes. Das ergab, um ein Beispiel anzuführen, 991 Myofibrillen. Da die Myofibrillen ziemlich regelmässig über den Querschnitt der Muskelfaser verteilt sind, zählte ich aus fünf verschiedenen Fasern die Zahl der Myofibrillen pro Flächeneinheit ( $1 \text{ cm}^2$ , Vergr.  $1300 \times$ ) aus und mittelte die erhaltenen Werte. Dies ergab 28 Myofibrillen pro Flächeneinheit. Die Fläche der ersten Muskelfaser mit 991 Myofibrillen wurde nun mit einem Planimeter ausgemessen; sie betrug  $35,4 \text{ cm}^2$ . Multipliziert man die gemittelten 28 Myofibrillen pro Flächeneinheit mit der Gesamtfläche von  $35,4 \text{ cm}^2$ , so erhält man dasselbe Resultat von 991 Myofibrillen, wie dies durch Auszählung der Fibrillen für diese Faser erhalten wurde. Da Auszählung und Berechnung die gleichen Werte ergaben, mass ich 25 verschieden grosse Muskelfaserquerschnitte planimetrisch aus und berechnete daraus die Zahl der Myofibrillen.

Die vielkernigen Muskelfasern sind von einem Sarcolemm eingehüllt. Zur Berechnung der Gesamtkernzahl einer Muskelfaser wurden nach WEIGERT gefärbte Totalpräparate von einzelnen Fasern verwendet. Pro Masseinheit ( $50 \cdot 11,67 \mu$ ) besitzen die Muskelfasern der Muskelbündel a-e im Durchschnitt 100 Kerne mit Extremwerten von 86-120 Kernen pro Einheit. Berechnet man aus



der Kernzahl der Masseinheit die Gesamtkernzahl nach der Länge der einzelnen Fasern, so erhält man für Fasern der Bündel a, b, c und d ungefähr 1600 Kerne pro Faser mit Extremwerten von 1450-1830. Dagegen besitzen die Fasern des Bündels e durchschnittlich nur 900 Kerne. Entsprechend der Lage im dorsalen Scutumgebiet setzt sich das Bündel e aber auch aus kürzern Fasern zusammen. Die durchschnittliche Kernzahl unter Berücksichtigung der Länge der Muskelfasern beträgt für die Bündel  $dl_{1a-d}$  3 196 800 und für das Bündel  $dl_{1e}$  412 200 Kerne. Als Gesamtkernzahl aller  $dl$ -Muskelfasern einer Thoraxhälfte ergibt sich somit eine Zahl von etwa 3 600 000 Kernen.

Jede Myofibrille ist in ihrer Längsachse in Sarcomeren unterteilt, die eine durchschnittliche Länge von etwa  $3,5\mu$  aufweisen. Zwei Drittel der Sarcomerenlänge entfallen auf das Q- (A-) Band, die Hensensche Mittelscheibe miteingerechnet, und  $\frac{1}{3}$  auf die beiden I-Bänder. Das I-Band ist im adulten, dorsolongitudinalen Flugmuskel von *A. pernyi* deutlich durch eine N-Linie unterteilt. Die Hensensche Mittelscheibe dagegen weist keine M-Linie auf (Abb. 2). Daraus ergibt sich für *A. pernyi* folgendes Sarcomerenbild: z-I-N-I-Q-H-Q-I-N-I-z. Jede Muskelfaser zerfällt in ihrem Querschnitt in einzelne Myofibrillen, die einen Durchmesser von ca.  $0,3\mu$  besitzen. Ein Querschnitt durch die  $dl$ -Muskeln unseres Schmetterlings zeigt, dass sämtliche Muskelkerne an der Faserperipherie direkt unter dem Sarcolemm liegen. Die Myofibrillen sind gleichmäßig über den Faserquerschnitt verteilt. Diese Merkmale lassen die dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *A. pernyi* dem von PRINGLE (1957) als „close-packed“ beschriebenen Muskeltyp zuordnen. Im Gegensatz zu Muskelfasern von Coleopteren, Homopteren, Dipteren und Hymenopteren enthalten die Muskelfasern der Lepidopteren (Antheraea) keine Sarcostylen.

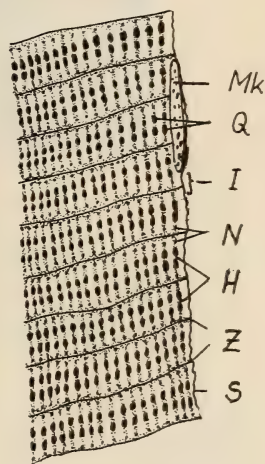


Abb. 2.

Längsschnitt durch eine Muskelfaser des dorso-longitudinalen Flugmuskels einer Imago:

N-Linie deutlich erkennbar. Vergr.  $910\times$ .  
H = Hensensche Mittelscheibe, I = I-Band, Mk = Muskelkern, N = N-Linie, Q = Q-Band (A-Band), S = Sarcolemm, Z = Z-Membran.



## 4. BAU DES DIAPAUSEMUSKELS

## A. ANATOMIE

Während die imaginalen dl-Muskeln des Mesothorax von *Antheraea* deutlich in fünf Bündel  $dl_{1a-e}$  unterteilt sind, die bei einem median geführten Längsschnitt an der Oberfläche liegen, ist die

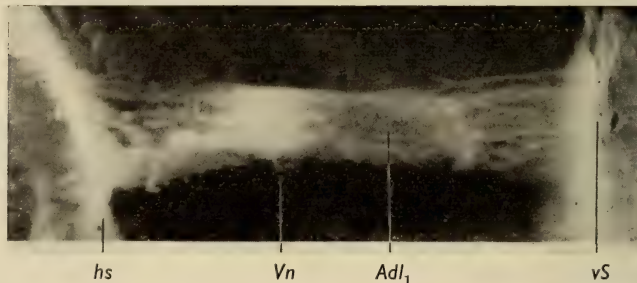


Abb. 3.

Anlage des dl-Flugmuskels, linke Hälfte des Mesothorax einer Diapausepuppe. Vegr. 11,2  $\times$ .

$Adl_1$  = Anlage des dl-Flugmuskels, hs = hintere Segmentgrenze, vS = vordere Segmentgrenze, Vn = Vorderflügelnerve II N 1 b.

Muskelanlage in einer Diapausepuppe viel weniger auffällig. Schneidet man den Thorax einer Diapausepuppe sagittal in zwei Hälften, so befinden sich keine Muskeln an der medianen Oberfläche. Vorerst müssen reichliche Fettkörpermassen (ungefähr 2-3 mm tief) entfernt werden, bis die sehr feine Muskelanlage zum Vorschein kommt (Abb. 3). Sie liegt lateralwärts verschoben im Thoraxraum und erstreckt sich als feiner Schleier von Segmentgrenze zu Segmentgrenze. Die Phragmata als Ansatzstellen der imaginalen Muskulatur fehlen noch. In der Länge ist die Anlage durch die Segmentgrenzen auf ca. 6 mm begrenzt; sie weist eine Höhe von ca. 0,9 mm auf. Noch etwas undeutlich und verschwommen zeigt sich an den vorderen und hinteren Ansatzstellen die spätere Aufteilung in die fünf Muskelbündel. Wenig hinter der Mitte, in der Umgebung der Eintrittsstelle des Nerves II N 1 b, ist die Muskelanlage noch nicht durchgegliedert und etwas verdickt. Die Innervation erfolgt durch den gleichen Nerv wie bei der Imago. Seine feinen Verästelungen bilden schon

in der Diapausepuppe fünf Gruppen (NÜESCH, 1955), die wohl der späteren Aufteilung in die fünf Muskelbündel entsprechen.

## B. HISTOLOGIE

Die larvalen Muskeln werden in der Zeit der Vorpuppe und in den ersten Tagen der nach Verpuppung abgebaut. Die Diapause-

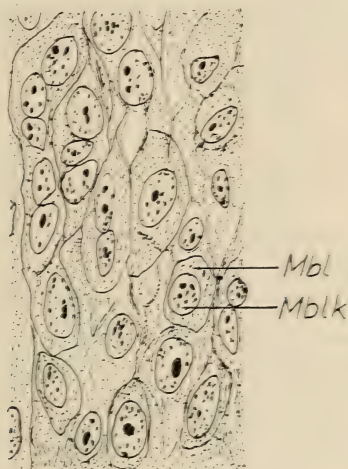


Abb. 4.

Längsschnitt durch das myoblastische Anlagegewebe eines dl-Flugmuskels einer Diapausepuppe. Vergr. 910  $\times$ .

Mbl = Myoblasten, Mblk = Myoblastenkerne.

puppe enthält keine larvalen Muskeln mehr. Von den eben beschriebenen imaginalen dl-Muskeln sind in der Diapausepuppe nur sehr dünne Stränge von Myoblasten vorhanden.

Abbildung 4 zeigt deutlich, dass die Kerne beträchtliche Grössenunterschiede aufweisen. Ziemlich häufig liegen auch zwei, drei oder mehr Kerne im gleichen Plasmabereich. Ob es sich dabei immer um mehrkernige Zellen handelt, oder ob die Zellgrenzen im histologischen Bild nur nicht sichtbar sind, möchte ich nicht entscheiden.

Eine annähernde Schätzung der Kernzahl ergibt in diesem Stadium der beginnenden Entwicklung rund 35 000 Kerne in der dl-Muskelanlage einer Thoraxhälfte.

Zur Berechnung der Kernzahl wurden die Kerne eines  $7\ \mu$  dicken Schnittes ausgezählt und die Fläche des Schnittes mit Hilfe eines Planimeters ausgemessen. Bei 1300-facher Vergrößerung trifft es auf  $3,9\ \text{cm}^2$  1236 Kerne. Alle 28 Längsschnitte zu  $7\ \mu$  durch die Muskulanlage wurden mit dem Planimeter ausgemessen, was eine Totalfläche von  $108,9\ \text{cm}^2$  ergab. Berechnet man aus diesen Angaben die Kernzahl für diese Fläche, in der Annahme, jeder  $7\ \mu$  dicke Schnittstelle eine Kernschicht dar, so ergibt dies rund 34 500 Kerne pro dl-Muskulanlage einer Thoraxhälfte. Diese Kernzahl stellt einen Minimalwert dar, da nicht alle Myoblasten einen Durchmesser von  $7\ \mu$  aufweisen.

## 5. DIE HERKUNFT DER MYOBLASTEN

In einer Diapausepuppe stellt die Muskulanlage, wie dies oben besprochen wurde, eine Anhäufung von Myoblasten dar, die im Innervationsbereich wenig hinter der Mitte der Stränge als helle, kompakte Zone besonders deutlich sichtbar ist (siehe Abb. 3). Im folgenden wird die Herkunft der Myoblasten der imaginalen Muskulanlage an Tieren beschrieben, die die Imaginalentwicklung ohne Diapause sofort nach der Verpuppung beginnen.

Schon in einer *pernyi*-Raupe, die sich gerade in den Kokon eingesponnen hat, also zu Beginn der Vorpuppenzeit, zeigen die larvalen, dorsolongitudinalen Muskeln Degenerationerscheinungen. Einzelne Muskelfasern beginnen sich autolytisch aufzulösen. Am Rande anderer Muskelfasern bilden sich plasmatische Ausbuchtungen mit je einem Kern, die sich später als Myoblasten von den Fasern ablösen werden. In den Muskelfasern der eben eingesponnenen Raupe können folgende drei Sorten von Kernen beobachtet werden (Abb. 5):

- a) In der Fasermittte liegen lange, schmale und helle Kerne.
- b) Am Faserrand befinden sich zum Teil lange, chromatinreiche Kerne und
- c) länglich ovale, kleine, chromatinreiche Kerne, die grösstenteils in Reihen angeordnet sind.

Die hellen, langen und schmalen Kerne der Fasermittte (a) werden im Verlaufe der Faserdegeneration immer weniger zahlreich



und können da und dort in amitotischer Teilung beobachtet werden. An ihrer Stelle befinden sich dann kleinere, helle Kerne, die wohl das Resultat der Amitosen darstellen. HUFNAGEL (1918) konnte zwar

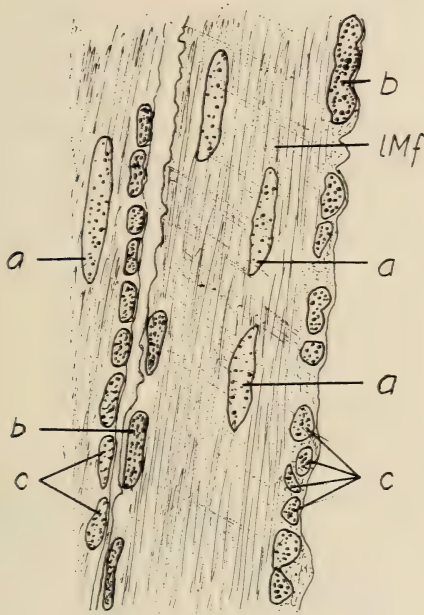


Abb. 5.

Larvale Muskelfaser des dl-Muskels kurz nach dem Einspinnen der Raupe in den Kokon. Vegr. 910  $\times$ .

a = lange, helle Kerne in der Fasermitte,  
b = lange, chromatinreiche Kerne am Faserrand,  
c = kleine, chromatinreiche Kerne am Faserrand,  
LMf = larvale Muskelfaser.

bei den „*muscles à évolution tardive*“ amitotische Teilungen nachweisen, nicht so deutlich aber bei den „*muscles à évolution précoce*“, zu denen der dorsolongitudinale Flugmuskel gehört.

Die langen, chromatinreichen Kerne am Faserrand (*b*) dürfen wohl kaum mit den von HUFNAGEL (1918) beschriebenen grossen, larvalen Kernen gleichgesetzt werden, die bedeutend chromatinreicher zu sein scheinen als die von mir beobachteten Kerne (*b*). Diese lassen in den verschiedenen Degenerationsstadien recht häufig



Amitosen erkennen und teilen sich auf diese Weise in die länglich ovalen, kleinen und chromatinreichen Kerne, die grösstenteils in Reihen am Fasserrand angeordnet sind (*c*). Die Teilungen der grossen Kerne am Faserrand setzen bereits ein, bevor die Raupe ins Vorpuppenstadium eintritt.

In einer weiter fortgeschrittenen Degenerationsphase sind sowohl in der Fasermittle als auch an ihrem Rand nurmehr relativ kleine Kerne zu beobachten: die einen, aus den (*a*)-Kernen entstandenen etwas heller, die andern, die aus den chromatinreichen grossen (*b*)-Kernen hervorgegangen sind, etwas dunkler. Diese kleinen Kerne umgeben sich, je weiter die Degeneration der larvalen Muskelfaser fortschreitet, mit einem Plasmamantel. Aus den larvalen Muskelfasern werden nun portionenweise Myoblasten freigegeben.

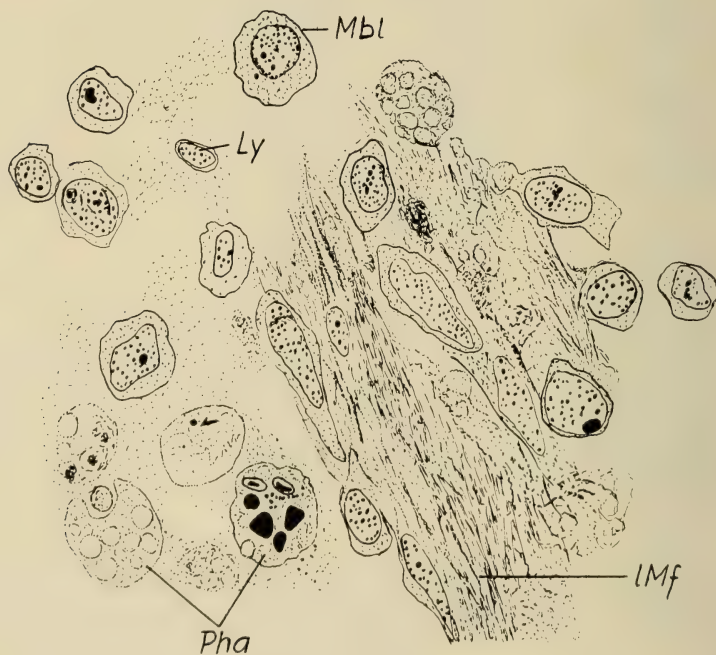


Abb. 6.

Schnitt durch das Anlagegewebe in der Vorpuppe (zwei Tage vor Verpuppung).

Vergr. 910  $\times$ .

IMf = larvale Muskelfaser, Ly = Lymphozyten, Mbl = Myoblasten, Pha = Phagozyten.

Während der ganzen Degenerationsphase der larvalen Muskeln konnte ich nirgends pyknotische Kerne auffinden. Das dürfte darauf hindeuten, dass das gesamte Kernmaterial der larvalen Muskelfasern bei deren Degeneration erhalten bleibt. Diese Kerne umgeben sich mit einem Plasmamantel, der ebenfalls aus der larvalen Muskelfaser stammt. Von den larvalen Muskelfasern, den einst funktionstüchtigen, quergestreiften Muskeln, bleiben somit nur noch die Kerne und das Myoplasma übrig. Die einzelnen Kerne und das zu ihnen gehörige Myoplasma bilden die Myoblasten, Zellen mit der Fähigkeit, imaginale Muskeln aufzubauen, während die larvalen Myofibrillen abgebaut werden. Für den Aufbau der imaginalen Muskeln wird also das Material der larvalen dl-Muskeln (Kerne und Myoplasma) verwendet. Diese Verwendung bestätigt die Feststellung von HUFNAGEL (1918), dass „in der Metamorphose von *Hyponomeuta* nebst andern imaginalen Muskeln auch die Flugmuskeln („*muscles thoraciques à évolution précoce*“) durch Umgestaltung larvaler Muskeln gebildet werden“.

In der Umgebung der zukünftigen Muskelanlage befinden sich verschiedene Zellsorten zwischen larvalen Muskelfasern und dem imaginalen Anlagegewebe: Noch freie Myoblasten mit ziemlich grossem Plasmamantel um den relativ grossen Kern, kleine plasmaarme Lymphozyten und voluminöse Phagozyten (Abb. 6).

Die Phagozyten bauen, wie dies schon HUFNAGEL (1918) erwähnt, die larvalen Muskelfasern ab und nehmen deren verschiedene Abfallstoffe auf. Die verdauten Stoffe werden ans Blut abgegeben und können von den wachsenden Geweben erneut zum Aufbau verwendet werden (WIGGLESWORTH, 1953).

Abb. 7 zeigt, wie sich die portionenweise aus den larvalen Muskelfasern frei werdenden Myoblasten mehr oder weniger deutlich zu Gruppen ordnen. Der myoblastischen dl-Muskelanlage (im Bilde links dargestellt) schliessen sich die freien Myoblasten an. Zur schon in geringem Masse aufgebauten dl-Muskelanlage stossen also aus benachbarten, sich auflösenden, larvalen Muskelfasern immer neue Myoblasten.

Nach HUFNAGEL (1918) dringen die Myoblasten zwischen die larvale Muskelfaser ein und rufen deren Spaltung hervor. Während der ganzen Umbildung der larvalen dl-Muskeln von *Antheraea* in die imaginale dl-Muskelanlage konnte ich nirgends auch nur ein Anzeichen dafür finden, dass imaginale Zellen einen larvalen Muskel

umwandeln, indem sie in diesen eindringen. Im Gegenteil, die imaginalen Zellen (Myoblasten) entstehen aus den Kernen und dem Plasma der degenerierenden larvalen Muskelfaser, indem sie sich von dieser gruppenweise lösen.



Abb. 7.

Abwanderung von Myoblasten aus degenerierenden larvalen Fasern zu schon vorhandenem myoblastischem Anlagegewebe. Verpuppungstag (Entwicklung ohne Diapause). Vergr. 910  $\times$ .

Fk = Fettkörperzelle, iMa = imaginale Muskelanlage, lMf = larvale Muskelfaser, Mbl = Myoblasten.

Die Herkunft der Myoblasten bei Tieren mit Diapause wurde nicht untersucht. Es ist jedoch anzunehmen, dass die myoblastische Muskelanlage der Diapausepuppe ebenfalls durch Umgestaltung larvaler Muskeln entsteht, mit dem Unterschied zur Entwicklung ohne Diapause, dass die Umwandlungsprozesse mit Erreichen der myoblastischen Anlage stehen bleiben.



## 6. ENTWICKLUNG DER DORSOLONGITUDINALEN FLUGMUSKELN

### A. BEI TIEREN MIT DIAPAUSE

#### a) Anatomie

Im Verlauf der ersten Entwicklungstage der Imago gliedern sich die einzelnen Stränge des dl-Flugmuskels von *Antheraea pernyi* immer deutlicher gegeneinander ab. Bis zum Ende des 4. Tages ist die Gliederung auch im Gebiete des eintretenden Nerven in die fünf Stränge  $dl_{1a-e}$  vollzogen, an dieser Stelle jedoch immer noch am undeutlichsten. Die Muskelmasse nimmt vom vierten Tag an deutlich an Grösse zu (Abb. 8). Die fünf Stränge liegen noch eng aneinander, nur der fünfte hebt sich an der hintern Insertionsstelle vom Strang  $dl_{1d}$  leicht ab.

Als Mass für die Vergrösserung der Muskelmasse benutzte ich die Gesamthöhe der Muskulanlage in dorsoventraler Richtung. Die Länge der Muskeln ändert sich während der Imaginalentwicklung kaum mehr, da die Grösse des Thorax bei der Verpuppung endgültig festgelegt wird.

Die Ansatzstellen bleiben bis zum 4. Tag im wesentlichen die gleichen wie in der Diapausepuppe: Die Muskeln erstrecken sich von einer Segmentgrenze des Mesothorax zur andern. Von diesem Tag an wird anstelle des Ausdrucks „Muskelstränge“ Muskelbündel gebraucht, da nun, wie sich zeigen wird, schon Muskelfasern gebildet sind.

In den nächsten zwei Tagen, bis zum 6. Tag, nehmen die Muskelbündel an Höhe nur wenig zu, dagegen vollzieht sich die klare Trennung der fünf Muskelbündel (Abb. 9). Während die Bündel *a*, *b* und *c* mit ihren Ansatzstellen allmählich gegen die Mediane gehoben werden, verschieben sich *d* und *e* dorsalwärts in den Bereich des Scutum. Diese Verlagerungen hängen mit der Ausgestaltung des Tergiten und seiner Phragmen zusammen. Der durch das Auseinanderweichen der Bündel entstandene Raum wird sofort durch den Fettkörper ausgefüllt, der nun jedes Muskelbündel umhüllt. Im fixierten Tier lässt sich der Fettkörper relativ leicht von den Muskelbündeln wegpräparieren, im lebenden Tier jedoch ist er nur schwer von ihnen zu trennen.



Am 7. Tag beginnt das vordere Phragma I des Mesothorax ventralwärts auszuwachsen und zieht die Muskelbündel *a* und *b* mit sich, während die hintern Insertionsstellen der Muskeln noch unverändert bleiben. Gegenüber dem Vortag gewinnen die Bündel nur wenig an Höhe. Diese beträgt für die Gesamtmuskelmasse etwa 1,2 mm.

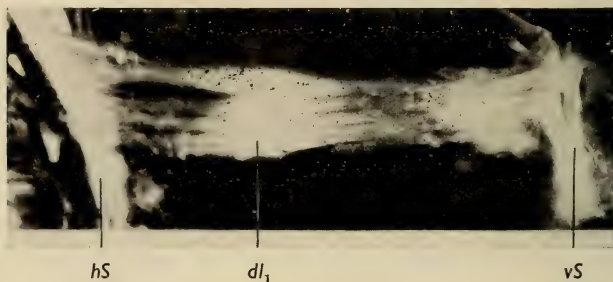


Abb. 8.

dl-Flugmuskel, linke Hälfte des Mesothorax. 4. Tag. Gliederung in fünf Muskelbündel vollzogen. Vergr. 10,2  $\times$ .

dl<sub>1</sub> = dorsolongitudinaler Flugmuskel, hS = hintere Segmentgrenze, vS = vordere Segmentgrenze.

Bis zum 9. Tag erreichen die dorsolongitudinalen Flugmuskeln ihre definitive mediane Lage im Mesothorax. Während des 8. und 9. Tages nehmen die Muskelbündel bedeutend an Umfang zu. Die totale Höhe aller Bündel verdoppelt sich gegenüber dem 7. Tag und beträgt am 9. Tag nahezu 2,5 mm.

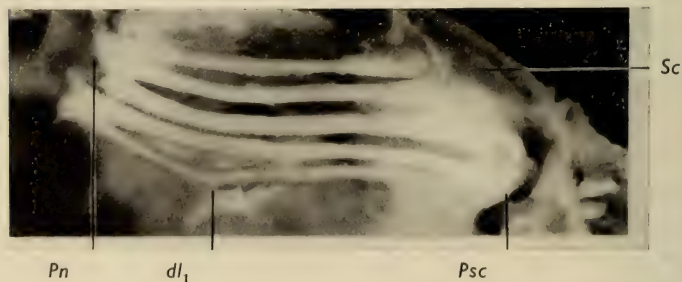


Abb. 9.

dl-Flugmuskel, linke Hälfte des Mesothorax. 6. Tag. Vergr. 10,4  $\times$ .

dl<sub>1</sub> = dl-Flugmuskel, Pn = Postnotum, Psc = Praescutum, Sc = Scutum.

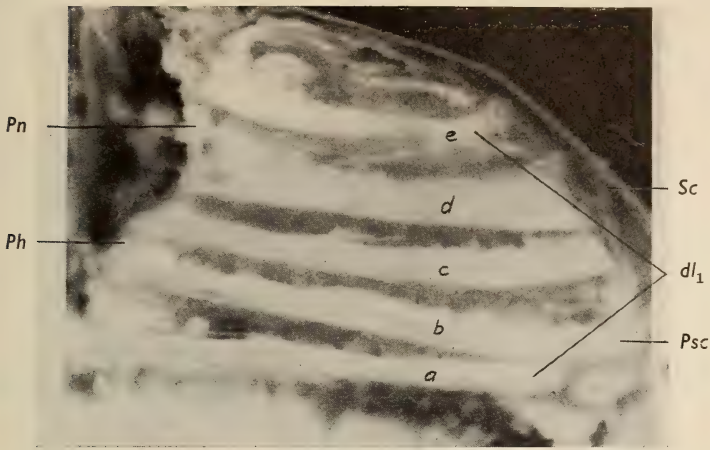


Abb. 10.

dl-Flugmuskel, linke Hälfte des Mesothorax. 9. Tag. Der Muskel hat seine definitive Lage an der medianen Oberfläche erreicht. Vergr. 9,0  $\times$ .

dl<sub>1</sub> = dl-Flugmuskel, Ph = Phragma II, Pn = Postnotum, Psc = Praescutum, Sc = Scutum.

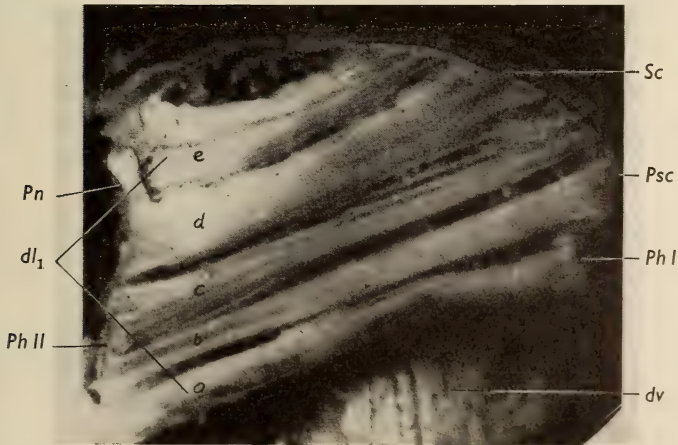


Abb. 11.

dl-Flugmuskel, linke Hälfte des Mesothorax. 12. Tag. Vergr. 8,5  $\times$ .

dl<sub>1</sub> = dl-Flugmuskel, dv = dorsoventraler Flugmuskel, Ph I = Phragma I, Ph II = Phragma II, Pn = Postnotum, Psc = Praescutum, Sc = Scutum

Auch das hintere Phragma II beginnt nach ventral vorzudringen und erreicht am 9. Tag seine definitive Lage im Mesothorax, womit die dl-Muskeln in ihre endgültige Lage gerückt werden: Der

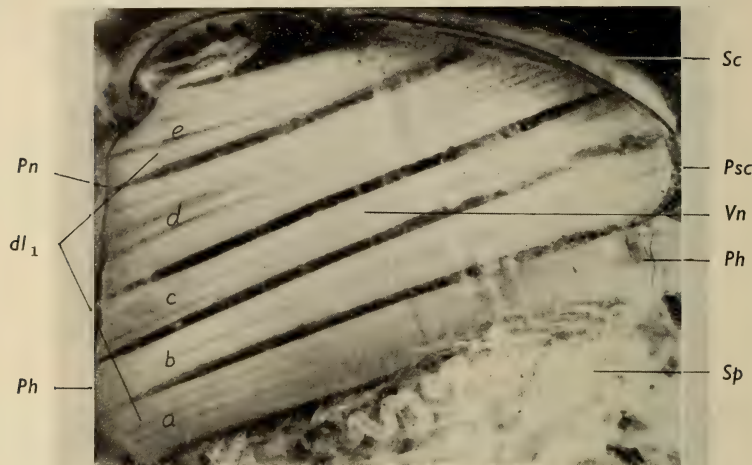


Abb. 12.

dl-Flugmuskel, linke Hälfte des Mesothorax. 18. Tag. Vergr.  $9,4 \times$ .

dl<sub>1</sub> = dl-Flugmuskel, Ph = Phragma, Pn = Postnotum, Psc = Praescutum, Sc = Scutum, Sp = Speicheldrüse, Vn = Vorderflügelnerve II N 1 b.

dl<sub>1a</sub>-Muskel setzt nun vorne am Phragma I, das Bündel dl<sub>1b</sub> am Präscutum und die Bündel dl<sub>1c, d und e</sub> am Scutum an. Die Bündel dl<sub>1c, d und e</sub> inserieren am Postnotum und die Bündel dl<sub>1a und b</sub> am Phragma II des Mesothorax (Abb. 10).

In den nächsten zwei Tagen, bis zum 11. Entwicklungstag, verändert sich am entstehenden Muskel in anatomischer Hinsicht ausser einer geringen Zunahme der Muskelmasse nichts.

Eine starke Zunahme der Muskelmasse gegenüber dem 11. erfolgt bis zum 12. Tag, an dem sich die Muskelmasse auf eine Höhe von 3,36 mm ausdehnt (Abb. 11). Wie später beim fertigen imaginalen Muskel können auch hier schon bedeutende Unterschiede in der Höhe der einzelnen Muskelbündel gemessen werden: Während die Bündel *a, b und c* mit ungefähr 0,5 mm Höhe pro Bündel sich gegenüber dem Vortag kaum verdicken, nehmen *d und e* bedeutend an Höhe zu, wobei das Bündel dl<sub>1d</sub> 0,89 mm und das Bündel



dl<sub>1e</sub> gar 0,96 mm Höhe aufweist. Der Fettkörper wird bis zum 12. Tag teilweise für die Entwicklungsprozesse verbraucht.

Am 18. Tag (Abb. 12) ist er zwischen den Muskelbündeln vollständig verschwunden; die Muskelmasse hat in ihrer Ausdehnung

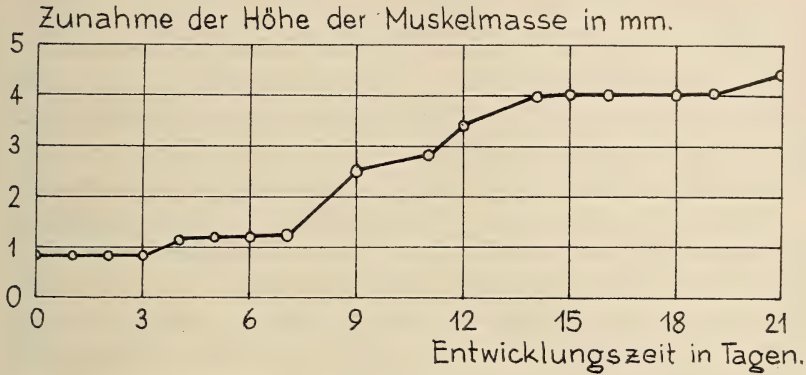


Abb. 13.

Zunahme der Höhe der Muskelmasse der dl-Flugmuskeln im Verlaufe der Imaginalentwicklung in mm.

nahezu den imaginalen Zustand erreicht. Die weitere Dickenzunahme der Muskelfasern bis zum Schlüpftag lässt die dorsolongitudinalen Flugmuskeln noch kompakter werden. Ausserdem dehnen sie sich auch in lateraler Richtung gegen die dorsoventralen Muskelbündel aus, die von dorso-lateral nach ventromedian an das Sternum und in die Coxa ziehen. Besonders die dorsal gelegenen Bündel *d* und *e* haben die Möglichkeit, sich gegen die Seite auszu dehnen.

Als Zusammenfassung über die anatomische Entwicklung dient Abb. 13. Stellt man die Zunahme des Wachstums der Muskelmasse in die Höhe graphisch dar, so kann man eine ganz schwache Steigerung bis zum 7. Tag beobachten. Von diesem Moment an wird das Muskelwachstum beschleunigt, sodass am 14.-15. Tag schon nahezu der adulte Zustand erreicht wird.

## b) Histologie

Im folgenden soll die histologische Differenzierung der in der Muskelanlage der Diapausepuppe vorhandenen Myoblasten zu imaginalen Muskelfasern beschrieben werden.



Schon beim Beginn der Entwicklung treten wesentliche Veränderungen in der Muskulanlage auf. Die Myoblasten vermehren sich in den ersten zwei Tagen durch eine rege Mitosetätigkeit. Solche Teilungsbilder können recht häufig gesehen werden. Die Zahl der Muskelkerne vervielfacht sich auf diese Weise sehr rasch. Die eben geteilten Myoblastenkerne sind gleichfalls noch von rundlicher Gestalt. Die gleiche Beobachtung machten andere Autoren auch an andern Insekten, z.B.: HUFNAGEL (1918) an *Hyponomeuta* (Lepidoptera) und BLAUSTEIN (1935) an *Ephestia* (Lepidoptera). Nach diesen mitotischen Teilungen verschmelzen die einzelnen Myoblasten zu syncytialen Strängen, die in der Längsachse der Muskulanlage liegen. In der weiteren Beschreibung der Muskelentstehung wird einheitlich der Begriff „Syncytium“ verwendet. Dabei darf jedoch nicht übersehen werden, dass auch der Ausdruck «Plasmodium» (v. MÖLLENDORFF, 1933, BARGMANN, 1948) berechtigt wäre, da diese vielkernigen „syncytialen“ Gebilde nicht nur durch Verschmelzung einkerniger Myoblasten entstehen. Noch vor dieser Verschmelzung zum Muskelsyncytium entstehen durch mitotische und amitotische Kernteilungen ohne entsprechende Gliederung der Cytoplasmamasse „plasmodiale Myoblasten“, die dann zur „syncytialen Muskelfaser“ verschmelzen. BLAUSTEIN (1935) weist bei *Ephestia kühniella* während der Metamorphose in den ersten Tagen nach Verpuppung Syncytien nach, „die sich durch mitotische Teilung der Myoblastenkerne ohne Durchschnürung des Plasmakörpers bilden“.

Zwei Tage nach Entwicklungsbeginn sind die rundlichen Myoblasten mit den rundlichen Kernen verschwunden: Die Kerne haben sich grösstenteils in die Länge gestreckt und sind in der Längsachse der Muskulanlage angeordnet. Es können keine „plasmodialen Myoblasten“ mehr beobachtet werden; diese haben sich zu den in der Längsachse der Anlage orientierten Muskelsyncytien vereinigt, den vielkernigen Muskelfasern. An den längsgestreckten Kernen konnten keine mitotischen Teilungen mehr gesehen werden, dagegen sind recht häufig amitotische Kernteilungen vorhanden.

Das Myoplasma weist granulöse Einschlüsse auf, die parallel zur Längsachse der Muskelkerne gelagert sind. Diese sehr kleinen Granula liegen ziemlich nahe hintereinander und sind durch einen äusserst feinen Faden in der Muskellängsrichtung miteinander

verbunden. Ihr Durchmesser dürfte ungefähr  $0,1 \mu$  betragen, eine genauere Bestimmung ist lichtmikroskopisch nicht möglich.

Bis zum dritten Tag (Abb. 14) sind in der Achse der Muskulanlage schon deutliche Muskelfasern ausgebildet, die von einer, manchmal allerdings nicht gut sichtbaren Membran begrenzt werden, dem späteren Sarcolemm. Jede Muskelfaser stellt nun ein vielkerniges Muskelsyncytium dar, das als etwa  $5 \mu$  dicker Strang von Segmentgrenze zu Segmentgrenze zieht. Die Kerne sind mehr oder weniger zentral in der Muskelfaser angeordnet, oder sie sind so gross, dass sie den Faserdurchmesser gerade ausfüllen. Meistens sind sie in perlschnurartigen Ketten aneinandergereiht. Ähnliche Bilder stellt auch HUFNAGEL (1918) dar.

In der Weiterentwicklung der Muskulatur werden auch die peripheren Teile der Muskulanlage von der Faserbildung erfasst, sodass bis zum 9. Tag nur noch Muskelfasern vorhanden sind (Abb. 15). Diese wachsen im Mittel von rund  $5 \mu$  am 3. Tag auf ungefähr  $14 \mu$  Durchmesser an. Die Muskelkerne vermehren sich immer noch durch amitotische Teilungen. Perlschnurartige Kernreihen (bis zu zehn Kernen) können noch hie und da beobachtet werden, sind jedoch lange nicht mehr so häufig wie am zweiten oder dritten Tag. Bis zum 9. Tag wird die parallele Anordnung der rosenkranzartig im Myoplasma liegenden Granulafäden immer deutlicher, sodass die Vermutung berechtigt erscheint, dass sie die Vorstufe der Myofibrillen darstellen. Zwischen diesen Granulareihen liegen, teils angehäuft, teils recht spärlich, freie, nicht durch Fäden verbundene Granula. Hier handelt es sich wohl um Mitochondrien. Im Verlaufe des 9. Tages können klar definierbare Myofibrillen nachgewiesen werden, die noch nicht quergestreift sind; sie nehmen in der Muskelfaser den Platz der Granulafäden ein.

Wie die allfällige Umbildung der Granulareihen in Myofibrillen vor sich geht, kann nach meiner Meinung mit mikroskopischen Mitteln allein nicht mit genügender Sicherheit beurteilt werden. BLAUSTEIN (1935) zeigt, dass vom 8. Puppentag an in der einheitlichen Masse des Myoplasmas feine Verdichtungen auftreten, die er als erste Anlagen der Myofibrillen auffasst. Auch bei *Ephestia kühniella* erfolgt dann die Sonderung der Fibrillen am 9. Entwicklungstag (Gesamtdauer der Imaginalentwicklung ebenfalls 21 Tage).

Auffällig viele Fettkörperzellen sind am 9. Tag zwischen den Muskelfasern in Auflösung begriffen. Sie werden offenbar in

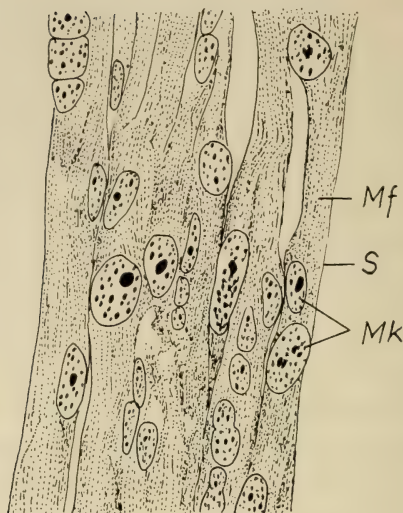


Abb. 14.

Längsschnitt durch den dl-Flugmuskel, Bildung der Muskelfasern. 3. Tag.  
Vergr. 910  $\times$ .

Mf = Muskelfaser, Mk = Muskelkerne, S = Sarcolemm.



Abb. 15.

Längsschnitt durch den dl-Flugmuskel. Auswanderung der Kerne an den Faserrand. Auflösung der Fettkörperzellen. 9. Tag. Vergr. 910  $\times$ .

Fkz = Fettkörperzelle, Mf = Muskelfaser, Mk = Muskelkern, My = Myofibrille, S = Sarcolemm.



Aufbaustoffe (Proteine) für die Muskulatur umgewandelt; je weiter nämlich die Muskulatur in der Entwicklung voranschreitet, umso kleiner werden die Massen des Fettkörpers in der Umgebung der Muskulatur und umso dicker werden die einzelnen Muskelfasern und damit auch die Muskelbündel.

Ein wesentlicher Fortschritt im Hinblick auf die Funktion der Muskeln wird mit dem 10. Tag erreicht. Einige Muskelkerne befinden sich immer noch in der Fasermittte, andere jedoch sind an die Peripherie gewandert. Ausserdem zeigt sich an verschiedenen Stellen der Muskelfaser, vornehmlich in der Fasermittte, das erste Auftreten der Querstreifung, wie dies in Abb. 16 dargestellt ist. Die Querstreifung drückt sich als ganz schwache Verdickungen an den Myofibrillen aus. Diese mehr oder weniger knotenförmigen Verdickungen der Myofibrillen verkörpern das Q-Band der Muskelsarcomeren. Die Hensensche Mittelscheibe ist noch nicht vorhanden.

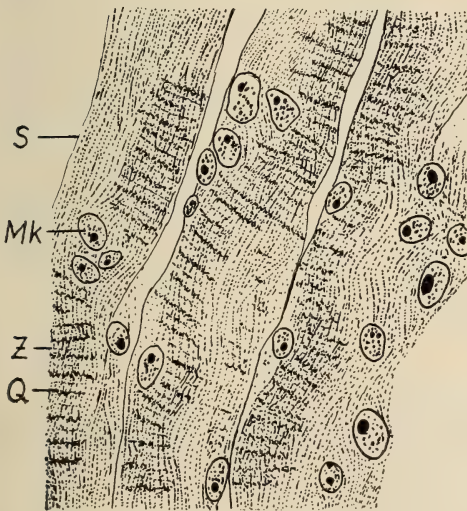


Abb. 16.

Längsschnitt durch den dl-Flugmuskel.  
Erstes Auftreten der Querstreifung.  
Auswanderung der Kerne an den Faserrand.  
10. Tag. Vergr. 910  $\times$ .  
Mk = Muskelkern, Q = Q-Band,  
S = Sarcolemm, Z = Z-Membran.

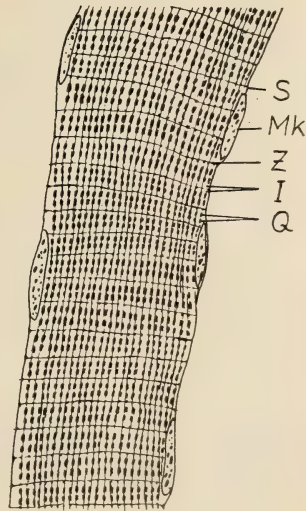


Abb. 17.

Längsschnitt durch den dl-Flugmuskel. Querstreifung gebildet, Kerne am Faserrand  
13. Tag. Vergr. 910  $\times$ .  
I = I-Band, Mk = Muskelkern,  
Q = Q-Band, S = Sarcolemm,  
Z = Z-Membran.



Die Z-Membran ist gleichzeitig in einer äusserst schwach sichtbaren Punktreihe angedeutet, die zwischen zwei Q-Bändern liegt. Während des 10. Tages treten diese Merkmale der Querstreifung immer

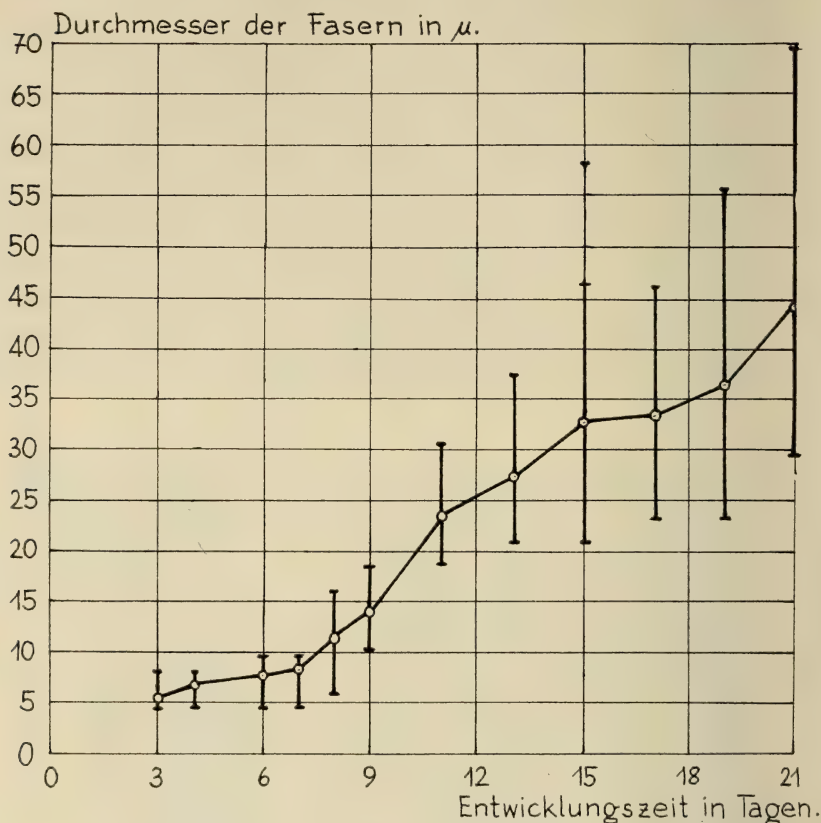


Abb. 18.

Zunahme des Durchmessers der Muskelfasern im Verlaufe der Imaginalentwicklung. (Am 15. Tag ein extrem hoher Wert).

deutlicher hervor, vor allem die Q-Regionen der Fibrillen werden kräftiger. Die Querstreifung tritt in den einzelnen Muskelfasern regional auf und breitet sich dann allmählich über die ganze Faser aus. Bis zu ihrer völligen Ausdifferenzierung vergehen drei weitere Tage. Ein „förmlich schlagartiges Einsetzen der Querstreifung“, wie dies BLAUSTEIN (1935) an der sich entwickelnden Muskulatur

von *Ephesia* beschrieben hat, ist bei den Muskeln von *Antheraea* auf keinen Fall festzustellen.

Im Verlaufe des 11. Tages wandern auch die letzten Muskelkerne aus der zentralen Region der Muskelfaser an den Faserrand ab; sie liegen nun als schmale, stark in die Länge gezogene Kerne direkt unter dem Sarcolemm. Ein ähnliches Geschehen beschreibt

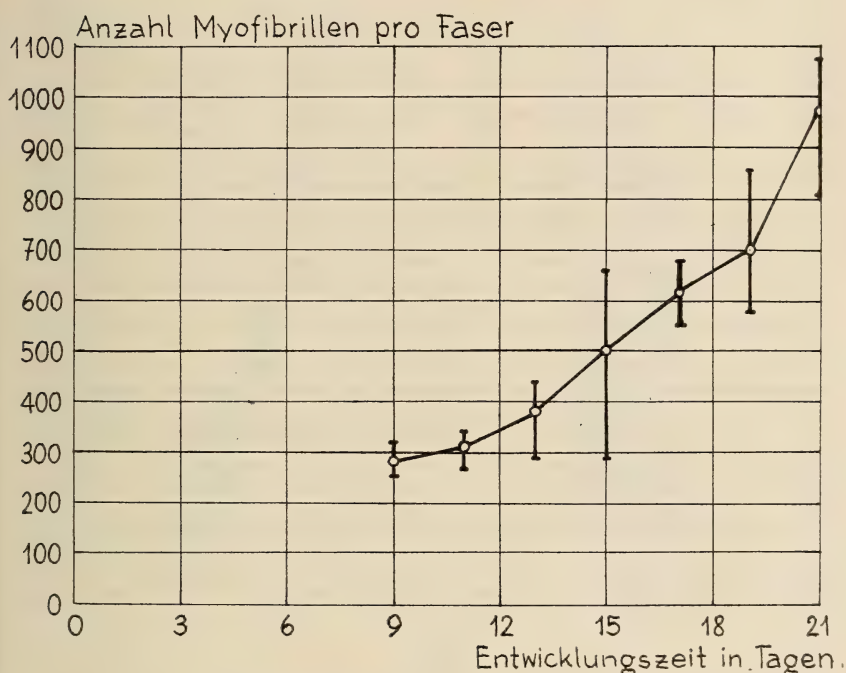


Abb. 19.

Zunahme der Anzahl der Myofibrillen in den Muskelfasern im Verlaufe der Imaginalentwicklung.

auch BLAUSTEIN (1935) an *Ephesia*: „Zuerst vereinzelt, später in den ganzen Strängen, wandern die Kerne der Peripherie zu und ordnen sich dort am Rande um den einzelnen Syncytiumstrang an“. Bei *Antheraea* können oft ganze Reihen von Kernen (bis 10) hintereinander liegen. Solche Kernreihen wurden auch von HUFNAGEL (1918) in der Muskelentwicklung von *Hyponomeuta* beschrieben.

Die Querstreifung, die an diesem Tag die Z-Membran etwas deutlicher hervortreten lässt, zeigt im übrigen keine wesentlichen Veränderungen: Das Q-Band wird immer noch nicht durch die

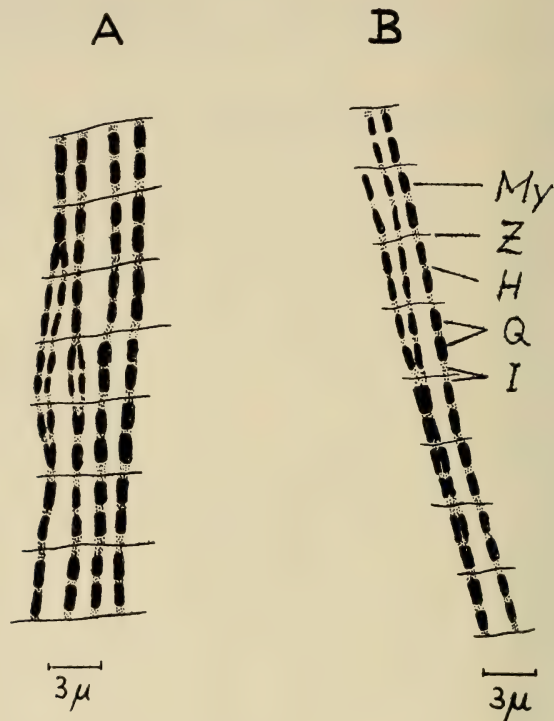


Abb. 20.

Längsteilung der Myofibrillen der dl-Flugmuskeln. 14. Tag. Vergr. 3000  $\times$ .  
H = Hensensche Mittelscheibe, I = I-Band, My = Myofibrille, Q = Q-Band,  
Z = Z-Membran.

H-Zone in zwei Hälften geteilt. Einen Tag später jedoch, am 12. Tag, sind die Q-Bänder mehrheitlich durch die H-Zone zweigeteilt, sodass in einer Sarcomere folgende Querstreifungselemente vorhanden sind: z-i-q-h-q-i-z. Die Z-Membran stellt noch immer wie am Vortag eine Reihe knotenförmiger Verdickungen auf den Myofibrillen dar. Am 13. Tag sind sämtliche Merkmale der adulten Faser vorhanden: Die Sarcomere wird nun begrenzt von einer durchgehenden Z-Membran, d.h. die punktförmigen Verdickungen

auf den Myofibrillen sind unter sich durch eine feine Membran verbunden (Abb. 17), die sich am Sarcolemm anheftet. Damit sind die Querstreifungselemente mit Ausnahme der imaginalen N-Linie vorhanden. Das Nerv-Muskel-System zeigt nach NÜESCH (1962) zu diesem Zeitpunkt spontane Kontraktion.

Bis zum Schlüpftag nimmt die Faserdicke dauernd zu (siehe Abb. 18). Dieses Dickenwachstum der Muskelfasern beruht auf der Zunahme der Zahl der Myofibrillen (Abb. 19). Die Vermehrung der Myofibrillen erfolgt durch Längsteilung, wie dies schon MŁODOWSKA (1908), HEIDENHAIN (1913) und HÄGGQVIST (1931) beschrieben. Der Nachweis der Längsteilung der Fibrillen war sehr schwierig, da die Fibrillen mit einem Durchmesser von ca.  $0,25-0,3 \mu$  in einer Größenordnung liegen, die schon nahe dem Auflösungsvermögen des Mikroskopes ist. Eine Fibrille beginnt sich ungefähr in der Mitte ihrer Länge über einige Sarcomerenlängen in zwei Tochterfibrillen aufzuteilen (Abb. 20a und b). Dieser Teilungsprozess dehnt sich dann allmählich über die ganze Länge der Fibrille aus, bis zwei selbständige Tochterfibrillen gebildet sind, die zunächst je den halben Durchmesser der Mutterfibrille aufweisen, und dann zur normalen Fibrillendicke anwachsen.

Das Sarcolemm, welches die Myofibrillen einer Muskelfaser umgibt und sie zusammenhält, kann an den Muskelfasern von *Antheraea* als ziemlich kräftige Membran erkannt werden. Es bildet, wie dies in Längsschnitten durch Muskelfasern besonders gut sichtbar wird, als leichtgekräuselte Linie die Grenze der Muskelfaser.

## B. ENTWICKLUNG BEI TIEREN OHNE DIAPAUSE

### a) *Anatomie*

Die Tatsache, dass die direkte Entwicklung nach der Verpupung ebenfalls 21 Tage beansprucht, weckte in mir den Verdacht, dass bei diesen Tieren die Muskelentwicklung nicht gleich abläuft wie bei den Tieren mit einer Metamorphose mit Diapause.

Bei der anatomischen Präparation einer frisch gehäuteten Puppe müssen ausser sehr viel Fettkörper drei larvale Muskelschichten von median her abgetragen werden, bis der helle Knoten der imaginalen Muskelanlage zum Vorschein kommt, der die Anlage der



dorsolongitudinalen Flugmuskeln der Diapausepuppe kennzeichnet. Die dl-Muskelanlage eines sich eben zur Puppe gehäuteten Tieres weist ungefähr die halbe Höhe der Anlage einer Diapausepuppe auf. Äusserst feine Fäserchen verbinden sie mit der Phragmaleiste und dem Postnotum des Mesothorax.

Bis zum vierten Tag nach der Verpuppung hat die Muskelanlage der dorsolongitudinalen Flugmuskeln den Differenzierungsgrad bei einem im vierten Entwicklungstage nach der Diapause stehenden Tier schon fast erreicht. Auch sind bis zu diesem Alter sämtliche larvalen Muskeln abgebaut.

Mit dem 7. Tag wird der Entwicklungszustand der gleichaltrigen Diapausetiere erreicht, weshalb auf die Präparation weiterer Tiere verzichtet wurde. Auch die imaginalen, dorsolongitudinalen Flugmuskeln sind bei Tieren mit oder ohne Diapause gleich stark ausgebildet.

#### b) *Histologie*

Bei Tieren ohne Diapause verläuft die Frühentwicklung der histologischen Strukturen anders als bei Diapausetieren. Beim eben verpuppten Tier kann, wie beim Entwicklungsbeginn nach 10-wöchiger Diapause, in der Muskelanlage eine rege Mitosetätigkeit beobachtet werden. Diese hört jedoch nach dem zweiten Tag nicht wie bei den Diapausetieren auf, sondern dauert noch bis zum 7. Tag nach der Verpuppung (Abb. 21-22). Eine Periode der Längsstreckung der Myoblastenkerne aber kann kaum festgestellt werden. Die Myoblastenkerne, und nach Bildung der Muskelfasern auch die Muskelkerne, teilen sich nur in ganz vereinzelt Fällen auf amitotischem Wege. Es scheint, dass diese amitotischen Teilungen während der Vorpuppenzeit beim Beginn des Abbaus der larvalen Muskelfasern stattfanden (siehe Seite 799). Da nur spärlich Amitosen vorkommen, fehlen den sich entwickelnden Muskelfasern von Tieren ohne Diapause denn auch die Kernreihen, die für Muskelfasern von Diapausetieren so charakteristisch waren.

Während des Aufbaues der imaginalen Muskelfasern werden bis zum 4. Tag nach Verpuppung aus den benachbarten, in Auflösung begriffenen, larvalen Muskelfasern immer noch Myoblasten an die Muskelanlage abgegeben, ähnlich, wie dies schon in Abb. 7 für den Verpuppungstag bei Tieren ohne Diapause dargestellt wurde.

Vom 7. Tag nach Verpuppung verläuft die Entwicklung der histologischen Strukturen gleich wie bei Tieren mit Diapause; es kann daher auf eine weitere Beschreibung der Muskelentwicklung von Tieren ohne Diapause verzichtet werden.

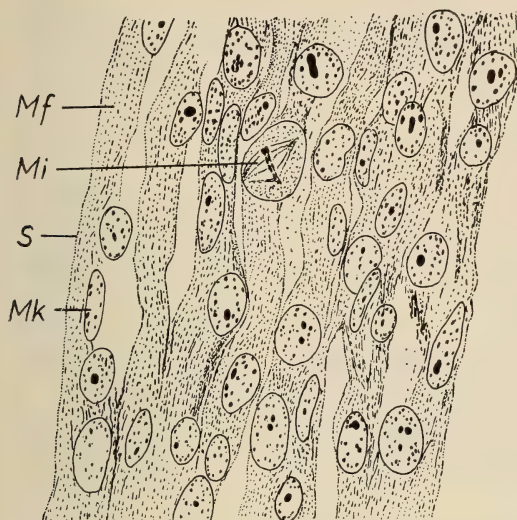


Abb. 21.

Längsschnitt durch den dl-Flugmuskel. 2. Tag.  
(Entwicklung ohne Diapause). Vergr. 910  $\times$ .  
Mf = Muskelfaser, Mi = Mitose in Metaphase,  
Mk = Muskelkern, S = Sarcolemma.

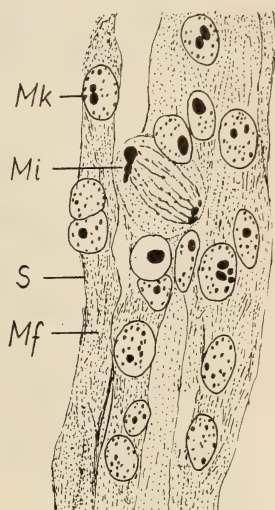


Abb. 22.

Längsschnitt durch den  
dl-Flugmuskel. 4. Tag.  
(Entwicklung ohne  
Diapause). Vergr. 910  $\times$ .  
Mf = Muskelfaser,  
Mi = Mitose in Telophase,  
Mk = Muskelkern,  
S = Sarcolemma.

### C. DIE KENNZEICHEN DES HISTOGENESEVERLAUFES

Überblickt man den ganzen Ablauf der Muskeldifferenzierung bei Diapausetieren, so können zusammenfassend 5 charakteristische Phasen unterschieden werden:

PHASE I (1. und 2. Tag): *Die Anlage des Muskelgewebes.*

Die Anlage des Muskelgewebes der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea* erfolgt während der Degeneration

der larvalen Muskelfasern, deren Kerne sich zu einer mehr oder weniger kompakten Imaginalanlage zusammenscharen. Durch mitotische Teilungen der Myoblastenkerne wird die Zahl der Muskelkerne erheblich vermehrt. Anschliessend strecken sich die Kerne auffällig in die Länge.

Bei der Imaginalentwicklung ohne Diapause vermehren sich die Myoblastenkerne ebenfalls mitotisch, sie strecken sich jedoch nicht in die Länge.

#### PHASE II (3.-8. Tag): *Bildung der Muskelfasern.*

Nach der Längsstreckung der Myoblastenkerne teilen sich diese nur mehr amitotisch. Dadurch entstehen mehrkernige, plasmodiale Zellen, die sich in der Längsachse des ganzen Muskels orientieren und in der gleichen Richtung zu einem syncytialen Verband, der Muskelfaser, verschmelzen. Die einzelnen Muskelfasern sind durch eine Membran begrenzt.

Entwickeln sich die Tiere ohne Diapause, fehlen Amitosen fast vollständig, doch kommen Mitosen bis zum 7. Tag vor.

#### PHASE III (8.-9. Tag): *Bildung der Myofibrillen.*

In den Muskelfasern ordnen sich rosenkranzartige Granulafäden in Längsrichtung der Faser an. Gegen Ende des 9. Tages befinden sich anstelle der Granulafäden deutliche, nicht quergestreifte Myofibrillen.

Vom 8. Tag an verläuft die Flugmuskelentwicklung der Tiere ohne Diapause gleich wie bei den Diapausetieren.

#### PHASE IV (10.-13. Tag): *Entstehung der Querstreifung.*

Am 10. Tag wird die Querstreifung sichtbar als feine, anfänglich nur ganz schwache, regional auftretende Streifung der Faser, die sich im Verlaufe der nächsten zwei Tage über die ganze Faser ausdehnt. Diese erstmals wahrnehmbare Querstreifung besteht aus dem Q-Band und der Z-Membran, die in einer feinen, punktförmigen Reihe zwischen den Q-Bändern angedeutet ist. Das Q-Band wird am 12. Tag durch die Hensensche Mittelscheibe zweigeteilt.

PHASE V (13.-21. Tag): *Dickenwachstum der Muskelfasern.*

Bis zum Schlüpf tag vermehren sich die Myofibrillen durch Längsteilung, sodass die Muskelfaser ständig an Dicke zunimmt.

7. DISKUSSION DER ERGEBNISSE  
DER ANATOMIE UND DER HISTOLOGIE

## A. AMITOSEN UND KERNREIHENBILDUNG

Vom Beginn der Imaginalentwicklung der Diapausetiere bis zum zweiten Tag führen in den Muskelanlagen Mitosen zu einer starken Vermehrung der Myoblastenkerne. Mit dem Übergang der

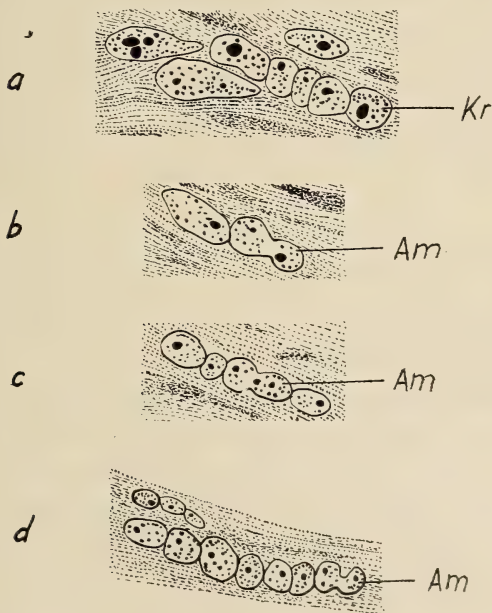


Abb. 23.

Kernreihen in Amitosen:

- a) Kernreihe mit 5 aneinanderliegenden Kernen.
- b) Amitose in Kernreihe mit zwei Kernen.
- c) Amitose in Kernreihe mit vier Kernen.
- d) Amitose in Kernreihe mit sieben Kernen.

Vergr. 910  $\times$ .

Am = Amitose, Kr = Kernreihe.



zum Teil plasmodialen Myoblasten in syncytiale Stränge strecken sich die Muskelkerne am dritten Tag stark in die Länge. Schon einen Tag später ist die Zahl der längsgestreckten Kerne bedeutend geringer. An ihrer Stelle befinden sich Kernreihen von zwei bis mehreren Kernen. Solche Kernreihen, wie sie auch HUFNAGEL (1918) an *Hyponomeuta* beschreibt, gehören bei *Antheraea* bis zum neunten Tag zum typischen Bild der entstehenden Flugmuskelfasern. Die Umwandlung von den längsgestreckten Kernen zu Reihen mehrerer, kleiner Kerne erfolgt durch Kernteilungen. Sowohl an den längsgestreckten als auch an den kleineren Kernen können solche Teilungen beobachtet werden. Die in Teilung befindlichen Kerne zeigen deutliche, mehr oder weniger tiefe Einschnürungen. Da nach dem zweiten Tag keine Mitosen mehr festgestellt werden konnten, die Kernzahl von etwa 1600 Kernen aber noch lange nicht erreicht ist, muss es sich bei diesen Kernteilungen um Amitosen handeln, wie sie BUCHER (1959) bei Gewebekulturen beschrieb. In Abb. 23 sind solche Amitosen und Kernreihen dargestellt. Die Kerne der Kernreihen teilen sich ebenfalls amitotisch, gleichgültig, ob sie am Ende oder in der Mitte einer Kernreihe liegen.

#### B. TYPUS DER FLUGMUSKELN VON *ANTHERAEA PERNYI*

Sowohl die dorsolongitudinalen als auch die dorsoventralen Flugmuskeln von *A. pernyi* entsprechen dem Muskeltyp, den PRINGLE (1957) an *Chortoicetes terminifera* (Acrididae) als „close-packed“ beschrieben hat. Im Querschnitt durch die Muskelfasern kann man erkennen, dass sämtliche Muskelkerne an der Faserperipherie direkt unter dem Sarcolemm liegen und dass die Myofibrillen dicht gepackt die ganze Schnittfläche ausfüllen.

Auf die Entwicklung bezogen, gehören die dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea* zu den von HUFNAGEL (1918) als „muscles thoraciques à évolution précoce“ beschriebenen Muskeln von *Hyponomeuta*. Darunter versteht HUFNAGEL Thorakalmuskeln mit früher Umwandlung von larvalen zu imaginalen Muskeln: die Flugmuskeln und die äusseren Beinmuskeln. Im Gegensatz dazu nennt HUFNAGEL die peripheren Hüllmuskeln und einige tiefer gelegene Muskeln „muscles thoraciques à évolution tardive“,

die ihren larvalen Charakter bis zum zweiten Tag nach der Puppenhäutung bewahren. Der Abbau der larvalen Muskeln von *A. pernyi* erfolgt bei Tieren mit und ohne Diapause in acht Tagen. Bei Diapausetieren dauert die Zeit der Vorpuppe bis zur Puppenhäutung durchschnittlich acht Tage. In der Diapausepuppe können keine larvalen Muskeln mehr im Thorax gefunden werden. Dagegen erfolgt die Puppenhäutung bei Tieren, die die Imaginalentwicklung ohne Diapause beginnen, schon vier Tage nach Beginn der Vorpuppenzeit. Bei diesen Puppen sind die larvalen Muskeln erst am 4. Tag vollständig abgebaut.

### C. VERGLEICH MIT DEN MUSKELN ANDERER INSEKTEN

Im Gegensatz zu den Flugmuskeln einiger anderer Insekten (*Halictus speculiferus* und *Apis mellifica* (Hymenoptera)), die TIEGS (1955) beschrieb, fehlt den Sarcomeren der Flugmuskelfasern von *Anthearea* die M-Membran, welche die Hensensche Mittelscheibe unterteilt. Dagegen enthält das I-Band der Sarcomeren der imaginalen Muskeln von *A. pernyi* N-Scheiben. Diese konnten in früheren Entwicklungsstadien, selbst am 19. Tag, noch nicht nachgewiesen werden.

Die während der Entwicklung der Flugmuskeln von *A. pernyi* beobachtete Vermehrung der Myoblastenkerne, anfänglich durch mitotische und später durch amitotische Teilungen, ist eine häufige Erscheinung bei der Entwicklung der Insektenflugmuskeln, obwohl diese verschiedenen Muskeltypen angehören. Diese Reihenfolge der beiden Kernvermehrungsarten wurde von verschiedenen Autoren beschrieben: HUFNAGEL (1918) an *Hyponomeuta* (Lepidoptera) mit Flugmuskeln vom Typ „close-packed“, TIEGS (1955) an *Cyclochila* (Homoptera) mit lamellären und PEREZ (1910) an *Calliphora* (Diptera) mit fibrillären Flugmuskeln. Dagegen fehlen mitotische Teilungen während der Muskelentwicklung bei *Thymalus* (Coleoptera) nach BREED (1903) und bei einer Wespe (Hymenoptera) nach JORDAN (1920) (Coleoptera und Hymenoptera besitzen „fibrilläre“ Flugmuskeln).

Im Gegensatz zu *Antheraea*, bei der die Q-Bänder und die Z-Membranen gleichzeitig am 10. Tag auftreten, zeigte JORDAN (1920) bei der Entwicklung des Flugmuskels einer Wespe, dass die Telophragmata (Z-Membranen) vor dem Q-Band erscheinen.

Ein Vergleich der Sarcomerenlängen der Flugmuskeln von *A. pernyi* mit jenen der Schmeissfliege *Calliphora erythrocephala* (HANSON, 1956) und von *Hydrophilus piceus* (EDWARDS et al., 1954) ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Muskelfasern von *A. pernyi*

TABELLE 1

Vergleich der Sarcomerenlängen von *A. pernyi* mit jenen von *Calliphora erythrocephala* und von *Hydrophilus piceus*

Tier	<i>Antheraea pernyi</i>	<i>Calliphora</i> * <i>erythrocephala</i>	<i>Hydrophilus</i> ** <i>piceus</i>
Muskel	indirekter Flugmuskel	indirekter Flugmuskel	indirekter Flugmuskel
Kontraktionszustand	gestreckt	Ruhelänge	gestreckt
Sarcomerenlänge	3,50 $\mu$	3,6 $\mu$	3,23 $\mu$
A-Band	2,33 $\mu$	3,0 $\mu$	2,40 $\mu$
I-Band	1,17 $\mu$	0,6 $\mu$	0,80 $\mu$

\* nach HANSON (1956)

\*\* nach EDWARDS et al. (1954).

wurden alle im Thorax mit BOUIN-DUBOSCQ-Lösung fixiert, sodass sie nahezu in der natürlichen, etwas gestreckten Normallage blieben. Präpariert man dagegen den Muskel vor dem Fixieren aus dem Thorax, so zieht er sich langsam ungefähr auf die Hälfte der Ruhelänge zusammen. Die Sarcomeren der Muskelfasern von *A. pernyi* erstrecken sich in Normallage im Durchschnitt über eine Länge von 3,50  $\mu$  mit einer Variation von 3,2-3,8  $\mu$ . Davon entfallen auf das Q-(A-) Band, die Hensensche Mittelscheibe mit eingerechnet, im Mittel 2,33  $\mu$  (Variation 2,1-2,5  $\mu$ ), sodass für das I-Band 1,17  $\mu$  übrigbleiben.

## 8. BIOCHEMIE DER FLUGMUSKELENTWICKLUNG

Ausser der strukturellen Entwicklung der Muskelfaser ist für eine Beurteilung der Funktionsentwicklung auch die biochemische Differenzierung wichtig. Nach der geltenden Vorstellung (vergl.

REICHEL 1960) ist die Kontraktilität der Muskulatur an das Aktomyosin gebunden. Es ist also zu prüfen, wann diese Substanz im Verlaufe der Muskelentwicklung erstmals nachweisbar wird. Im folgenden sind die Ergebnisse meiner hierauf gerichteten Bemühungen bei *Antheraea* geschildert.

## A. METHODEN

### a) *Extraktion von Aktomyosin*

Zur Extraktion von Aktomyosin wird nach persönlichen Mitteilungen von Frau Prof. PORTZEHL eine 0,6 m KCl-Lösung verwendet, die mit 0,02 m  $\text{NaHCO}_3$  auf pH 7 eingestellt ist. Die aus dem Thorax von *A. pernyi* herauspräparierten Muskeln werden sofort in die auf 0° C bereitgehaltene Extraktionslösung gegeben. Für einen Versuch benötigt man mindestens 0,2 g Muskelsubstanz. Diese Menge liefern zwei Imagines, bei jüngern Stadien braucht es bis 15 Tiere. Das Verhältnis Muskelsubstanz zu Extraktionslösung ist 1:12. Die Muskeln werden im Tissue Grinder in der Extraktionslösung zermalm, bis die Myofibrillen sowohl längs als auch quer zertrümmert sind (2-4 Min.). Während der 18-stündigen, bei 0° C ausgeführten Extraktion wird der Extrakt etwa jede Stunde leicht geschüttelt. Nach der Extraktion wird das Muskelhomogenat bei 0° C und 3000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert und die überstehende, die löslichen Proteine enthaltende Flüssigkeit von den sedimentierten, unlöslichen Überresten und sonstigen Verunreinigungen (wie Fettkörper usw.) abdekantiert. Den Herren Prof. Dr. M. BRENNER vom organisch-chemischen und Dr. H. WAGNER vom physiologisch-chemischen Institut, die mir ihre Zentrifugen zur Verfügung stellten, möchte ich meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

### b) *Viskositätsmessung*

Untersuchungen von WEBER und PORTZEHL (1952 a,b) zeigten, dass Aktomyosin in Lösungen durch Messung ihrer Viskosität nachgewiesen werden kann. Dabei wird das Verhalten von Aktomyosin gegenüber Adenosintriphosphat (ATP) geprüft und die ATP-Empfindlichkeit bestimmt, unter Verwendung einer von der Konzentration unabhängigen Konstanten, der Viskositätszahl  $Z\eta$ .



Die Wirkung von ATP auf den Komplex Aktomyosin beruht, wie dies GILMOUR (1961) zusammenfassend beschreibt, in der Disso-

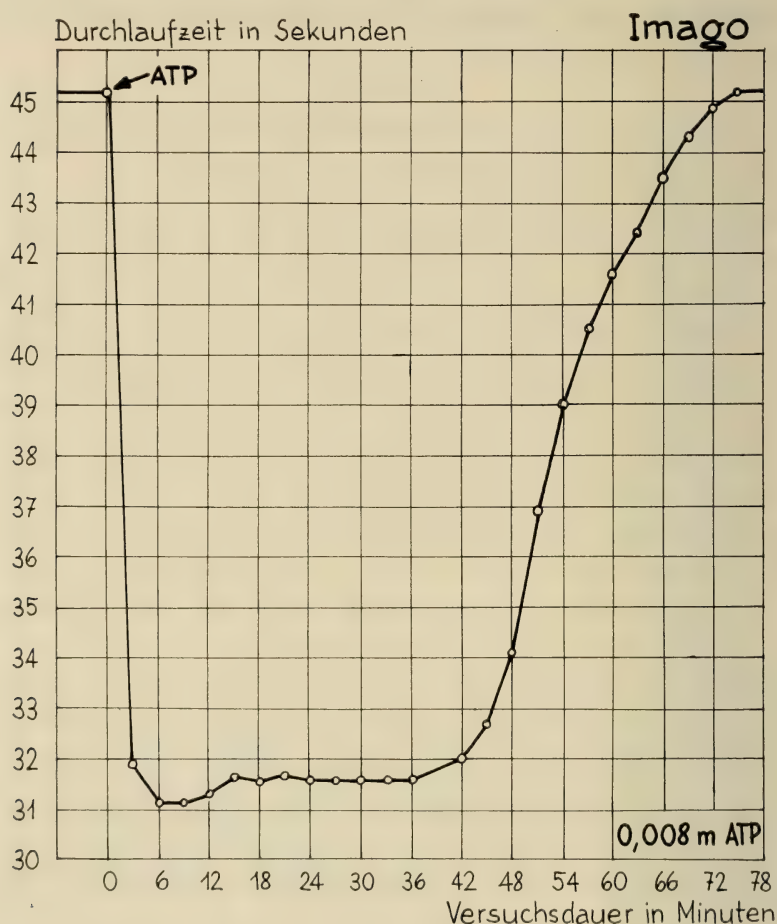


Abb. 24.

Viskositätserniedrigung auf Zusatz von ATP zu Muskelextrakt von Imagines

ziation der beiden Proteine Myosin und Aktin. Dies führt zu einem Abfall der Viskosität der Lösung. Gleichzeitig wird aber ATP durch das Myosin als ATP-ase angegriffen. Die dissoziierende Wirkung des ATP hört also nach einiger Zeit wieder auf. Diese Frist hängt ab von der verabreichten ATP-Menge. Es liegt somit in der Hand

des Experimentators, während welcher Zeit die ATP-Wirkung auf Aktomyosin erhalten bleiben soll. Für meine Untersuchungen wählte ich jeweils jene ATP-Konzentration, welche die Viskositäts-erniedrigung während ungefähr 20-30 Minuten konstant hielt, um die tiefere Viskositätszahl genau ermitteln zu können.

Dieses Verhalten wird in einem Viskosimeter nach SCHACHMANN mit einem relativ grossen Kapillarendurchmesser von ca. 1 mm geprüft. Gibt man 0.1 ml einer  $8 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösung zu den im Viskosimeter befindlichen 2 ml Muskelextrakt und misst alle drei Minuten die Durchlaufzeiten, so nimmt die Viskosität des Extraktes rapid ab bis zu einem konstanten Wert. Dieser bruske Abfall der Viskosität auf Zugabe von ATP drückt sich in stark verkürzter Durchlaufzeit durch das Viskosimeter aus. Die geringere Viskosität des Extraktes bleibt bei geeigneter ATP-Konzentration 20-30 Minuten erhalten. Alsdann wird die Lösung wieder viskös und erreicht allmählich die ursprüngliche Viskosität des Extraktes vor ATP-Zugabe. Abb. 24 zeigt dieses Verhalten, wie es für Muskel-extrakte von Imagines typisch ist.

Die empirisch gemessenen Durchlaufzeiten ermöglichen die Berechnung der Viskositätszahl  $Z\eta$  vor und nach Zusatz von ATP zum Extrakt. Dabei ist nach PORTZEHL et al. (1950):

$$\eta = \frac{\text{Durchlaufzeit des Muskelextraktes}}{\text{Durchlaufzeit des Lösungsmittels (KCl)}}$$

$$Z\eta = \frac{2,3 \cdot \log \eta_{\text{rel}}}{c}$$

Aus diesen beiden Viskositätszahlen  $Z\eta$  und  $Z\eta_{\text{ATP}}$  kann die Empfindlichkeit des Extraktes gegenüber ATP berechnet werden. Diese gibt an, um wieviel Prozente die Viskosität vor ATP-Zusatz grösser ist als nachher. Die ATP-Empfindlichkeit des Extraktes wird nach PORTZEHL et al. (1950) wie folgt berechnet:

$$\text{ATP-Empf. in \%} = \frac{Z\eta - Z\eta_{\text{ATP}}}{Z\eta_{\text{ATP}}} \cdot 100 = \frac{\log \eta_{\text{rel}} - \log \eta_{\text{rel ATP}}}{\log \eta_{\text{rel ATP}}} \cdot 100$$

## B. RESULTATE

Zunächst untersuchte ich das Verhalten von imaginalen Muskelextrakten gegenüber ATP. Diese zeigen (Abb. 24), dass

alle Extrakte auf Zugabe von ATP mit rascher und starker Viskositätserniedrigung reagieren. Für sämtliche Versuche mit Imaginalextrakten verwendete ich eine  $8 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösung. Die Berechnungen der ATP-Empfindlichkeiten nach der oben angeführten Formel ergeben im Mittel aus 4 Versuchen mit neun voneinander unabhängigen Messungen 102,16% mit einer Variationsbreite von 89-117%.

Einen ersten Versuch zum qualitativen Nachweis von Aktomyosin während der Imaginalentwicklung setzte ich am 15. Tag an. Die letzten sechs Tage der Entwicklung wurden nicht geprüft, da nach den anatomischen und histologischen Befunden die dorsolongitudinalen Flugmuskeln in der Entwicklung schon beinahe den Imaginalzustand erreichen. Aus drei Versuchen gemittelt, liegen die ATP-Empfindlichkeiten bei 85%. Verglichen mit den imaginalen Werten ist die ATP-Empfindlichkeit wohl etwas gefallen; sie liegt jedoch nur knapp unter deren Variationsbereich.

Drei Tage früher, am 12. Tag, unternahm ich zwei weitere Versuche. Die Messungen der Viskositätsveränderungen dieses Muskelextraktes liessen eine ATP-Empfindlichkeit von 58,4% errechnen. Sie liegt also 26,6% tiefer als am 15. Tag. Vergleicht man dieses Resultat mit den histologischen Differenzierungen — die Querstreifung ist in diesem Alter zwar deutlich vorhanden, aber noch nicht völlig ausgebildet — so kann man auch hier wiederum die Parallele zwischen dem Aktomyosingehalt und den histologischen Strukturen erkennen.

Die viskosimetrischen Messungen an Muskelextrakten, die aus Puppen am 9. Tag gewonnen wurden, ergaben auf Zugabe von 0,1 ml  $4 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösung nur mehr sehr geringe Viskositätserniedrigungen. Die ATP-Konzentration wurde auf  $4 \cdot 10^{-3}$  m reduziert, um eine zu grosse Verlängerung der Messdauer wegen der geringeren ATP-ase-Wirkung des Myosins zu vermeiden. Die ATP-Empfindlichkeit liegt im Durchschnitt nur mehr bei rund 13%.

Diese geringe ATP-Empfindlichkeit drückt sich auch in der schwachen Kontraktionsfähigkeit der Flugmuskeln aus. Nüesch (1962) erhielt bei Puppen dieses Alters die ersten Muskelkontraktionen, jedoch nur bei sehr starken Reizen (15-30 Volt bei 1 millisee. Reizdauer und Frequenz 50/sec.). Daraus kann man also schliessen, dass am 9. Tag Aktomyosin vorhanden sein muss, denn sonst vermöchten sich die Muskeln nicht zu kontrahieren. Andererseits



dürfte die Aktomyosinmenge ziemlich klein sein, da so starke Reize nur eine sehr geringe und langsame Kontraktion ergaben (siehe auch Seite 829). Die geringe ATP-Empfindlichkeit von ca. 13% stimmt somit mit den physiologischen, morphologischen und histologischen Feststellungen recht gut überein.

Geht man in der Entwicklungsreihe nochmals um 24 Stunden rückwärts auf den 8. Tag und fügt den Muskelextrakten wiederum ATP zu, so vermag dieses im Muskelextrakt keine Viskositätsveränderung mehr hervorzurufen. Die ATP-Empfindlichkeit ist auf 0% gefallen. Damit sind die Versuche zum qualitativen Nachweis von Aktomyosin am kritischen Punkt angelangt. An diesem Tag sprechen die Muskelanlagen nicht mehr auf Reize an, Aktomyosin scheint jetzt also zu fehlen. Aus der Parallele zwischen ATP-Empfindlichkeit und funktioneller Leistung darf geschlossen werden, dass die Empfindlichkeit der verwendeten Methode zum qualitativen Nachweis von Aktomyosin gross genug ist, um auch die erste geringe Menge am 9. Tag zu erfassen.

In Tabelle 2 sind die Viskositätszahlen und die ATP-Empfindlichkeiten sämtlicher Versuche zusammengestellt. In Abb. 25, in der die im Verlaufe der Muskelentwicklung von *A. pernyi* erhaltenen ATP-Empfindlichkeiten eingetragen sind, ist der rasche Anstieg von 0% am 8. Tag bis 85% am 15. Tag besonders deutlich zu erkennen. Die wichtigsten histologischen Differenzierungen sind oben in der Abbildung eingetragen. Vom 15. Tag an steigt die ATP-Empfindlichkeit nur mehr schwach an und erreicht bei Imagines 102%.

Während der Zeit bis zum 15. Tag spielen sich also im sich entwickelnden Muskel die Vorgänge ab, die aus einer mehr oder weniger undifferenzierten Anlage einen vollentwickelten Muskel hervorgehen lassen.

Um bei Puppen verschiedenen Alters die Dauer der Viskositätserniedrigung nicht zu lange messen zu müssen, war ich gezwungen, die ATP-Konzentrationen den schwächeren ATP-ase-Wirkungen des Myosins anzupassen. Während ich bei Muskelextrakten aus Imagines mit  $8 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösungen arbeitete, verwendete ich bei Extrakten aus Puppen  $4 \cdot 10^{-3}$  bis  $7 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösungen. Um nun festzustellen, ob auf Zugabe von verschiedenen ATP-Konzentrationen auch verschiedene ATP-Empfindlichkeiten resultieren, variierte ich die ATP-Konzentrationen an einem Muskel-



TABELLE 2

*Viskositätszahlen vor ( $Z\eta$ ) und nach ( $Z\eta_{\text{ATP}}$ ) ATP-Zusatz und ATP-Empfindlichkeiten vom 8. Tag nach Diapause bis zur Imago (siehe Text)*

Präparat	Versuch	Alter	ATP-Konz.	$Z\eta$	$Z\eta_{\text{ATP}}$	ATP-Empf. in %
1	A	Imago	$8 \cdot 10^{-3}$	1,0764	0,5451	97,6
2		Imago	$8 \cdot 10^{-3}$	0,935	0,455	105,5
3		Imago	$8 \cdot 10^{-3}$	0,9499	0,5037	88,75
4		Imago	$8 \cdot 10^{-3}$	0,686	0,3178	116,8
<b>Mittel</b>		<b>Imago</b>				<b>102,16</b>
4	B	Imago	$6 \cdot 10^{-3}$	0,678	0,3158	112,8
	C	Imago	$4 \cdot 10^{-3}$	0,678	0,321	108,0
	D	Imago	$3 \cdot 10^{-3}$	0,6739	0,3312	103,6
	E	Imago	$2 \cdot 10^{-3}$	0,678	0,338	100,5
5	A	15	$4 \cdot 10^{-3}$	0,5497	0,299	84,0
	B	15	$9 \cdot 10^{-3}$	0,5773	0,3128	84,6
6		15	$7 \cdot 10^{-3}$	0,7636	0,4094	86,6
<b>Mittel</b>		<b>15</b>				<b>85,06</b>
7		12	$9 \cdot 10^{-3}$	0,5658	0,345	64,0
8		12	$4 \cdot 10^{-3}$	0,5658	0,3703	52,8
<b>Mittel</b>		<b>12</b>				<b>58,4</b>
9	A	9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,4715	0,4347	8,46
	B	9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,4646	0,4117	12,85
10	A	9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,5313	0,4761	11,6
	B	9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,4876	0,3967	22,9
11		9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,598	0,5405	10,62
12		9	$4 \cdot 10^{-3}$	0,7958	0,7107	11,9
<b>Mittel</b>		<b>9</b>				<b>12,9</b>
13		8	$4 \cdot 10^{-3}$	0,7682	0,7682	0
14		8	$4 \cdot 10^{-3}$	0,6555	0,6554	0
15		8	$4 \cdot 10^{-3}$	0,8924	0,8924	0
<b>Mittel</b>		<b>8</b>				<b>0</b>

extrakt aus Imagines. Diesem wurden  $8 \cdot 10^{-3}$  m,  $6 \cdot 10^{-3}$  m,  $4 \cdot 10^{-3}$  m,  $3 \cdot 10^{-3}$  m und  $2 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösungen zugegeben. Die ATP-Empfindlichkeiten fallen mit geringerer ATP-Konzentration zwar etwas ab, bleiben jedoch im Variationsbereich der für Imagines erhaltenen Werte (siehe Abb. 26). Ein grosser Unterschied besteht dagegen in der Zeit, die gebraucht wird, bis das Myosin die ATP-Mengen gespalten hat und die Viskosität wieder auf den ursprünglichen Wert vor der ATP-Zugabe ansteigt. Die Reduktion

der ATP-Konzentration bei jüngeren Stadien ergibt also keinen wesentlichen methodischen Fehler.

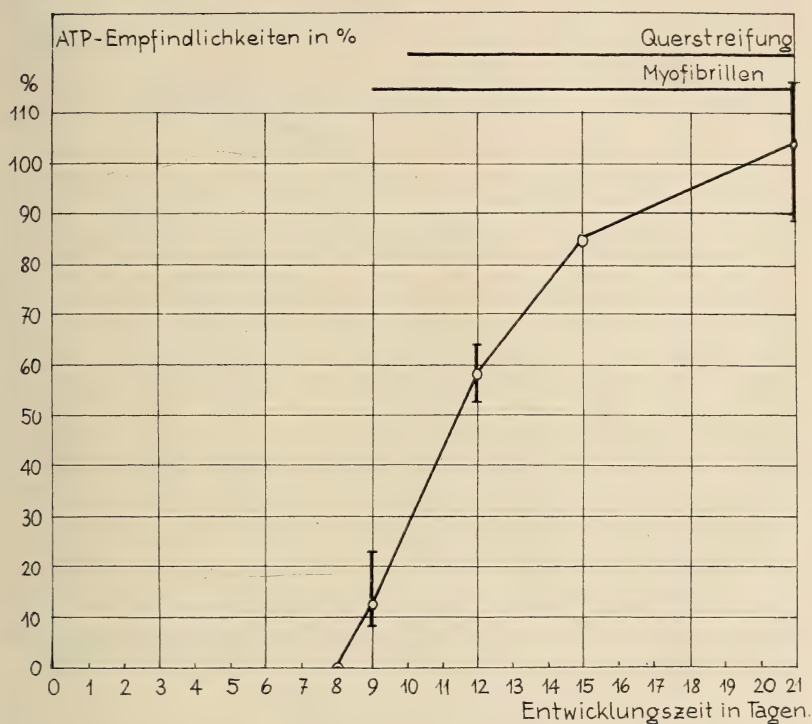


Abb. 25.

Zunahme der ATP-Empfindlichkeit im Verlaufe der Imaginalentwicklung, verglichen mit dem Auftreten von Myofibrillen und Querstreifung.

Nach WEBER und PORTZEHL (1952 *a*) kann man vermuten, dass bei hoher ATP-Empfindlichkeit der Aktomyosingehalt höher ist als bei geringerer ATP-Wirkung. Nach Abbildung 26 kann also wohl der Schluss gezogen werden, dass die Aktomyosinmengen im Verlaufe der Entwicklung zunehmen, jedoch kann die Menge auf Grund der viskosimetrischen Messungen nicht quantitativ erfasst werden. Dies ist nach DUBUISSON (1946) nur möglich durch Auswertung der Konzentrationsgradientenkurven in der Ultrazentrifuge und im Tiselius-Apparat. Diese Apparaturen standen mir nicht zur Verfügung.

Dagegen besteht die Möglichkeit, wenigstens den Gesamteiweissgehalt der Muskeln quantitativ zu erfassen, indem deren Stickstoffgehalt bestimmt wird. Die Stickstoffbestimmungen wur-

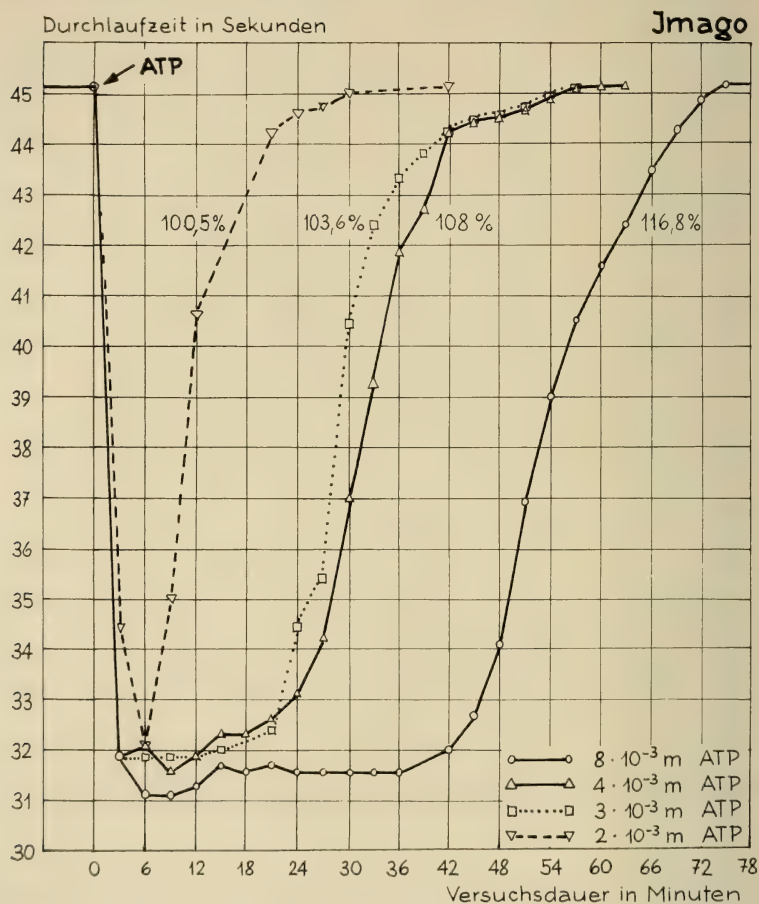


Abb. 26.

Viskositätserniedrigung auf Zusatz von ATP verschiedener Konzentration zum gleichen Muskelextrakt (Imago).

den mit Hilfe eines Nitrogen-Analyzers nach der Micro-Dumas-Methode ausgeführt. Die aus dem Thorax von *A. pernyi* herauspräparierten Muskeln werden zwei Tage lang bei 90° C im Hochvakuum getrocknet, um nachher nach genauer Einwaage im Nitrogen — Analyzer auf den Stickstoffgehalt geprüft zu werden.

Herrn E. Thommen, organisch-chemisches Institut, danke ich für die Ausführung dieser Messungen. In Abbildung 27 sind die Mittelwerte aus je zwei Messungen angegeben. Der Gesamtstickstoffgehalt steigt im Verlaufe der Entwicklung vom 9. Tag bis zur Imago nur

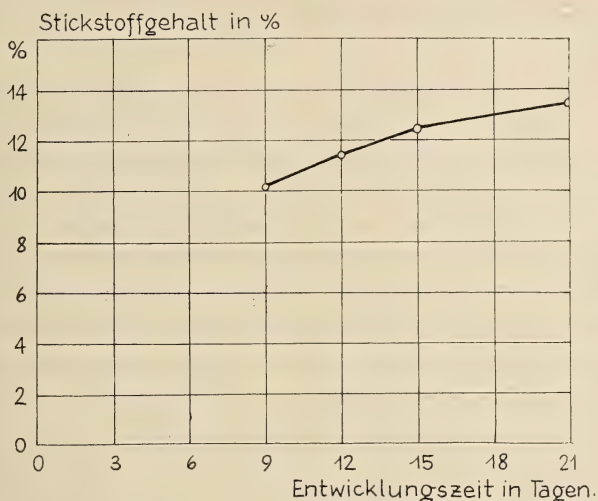


Abb. 27.

Zunahme des Gesamtstickstoffgehaltes im Verlaufe der Entwicklung, bezogen auf das Trockengewicht der Muskeln.

wenig an, von 10,14% auf 13,41%. Vor dem 9. Tag ist eine genaue Bestimmung des N-Gehaltes leider nicht möglich, da die sehr kleinen und hyalinen Muskelfäserchen präparatorisch nicht vollständig vom sehr ausgedehnten Fettkörper getrennt werden können.

Die genannten Stickstoffzahlen betreffen immer den N-Gehalt der Trockensubstanz. Zur Berechnung des Eiweissgehaltes der frischen Muskeln muss aber auch der Wassergehalt berücksichtigt werden. Aus den oben angeführten Gründen beginnen auch dessen Bestimmungen erst mit dem 9. Tag, an dem der Wassergehalt 83,4% beträgt. Im imaginalen Muskel erreicht er nur mehr 72% des Muskelfrischgewichtes. Die Resultate wurden aus drei Tieren pro Entwicklungstag gemittelt.

Berechnet man aus diesen Angaben den Gesamtstickstoffgehalt, bezogen auf das Frischgewicht der Muskeln, so erhält man am 9. Tag einen Wert von 1,683% und bei Imagines 3,754%. Bezogen



auf das Frischgewicht der Muskeln nimmt der Stickstoffgehalt also um mehr als das Doppelte zu. Aus den genannten Werten des Stickstoffgehaltes lässt sich der annähernde Eiweissgehalt errechnen durch Multiplikation mit dem Faktor 6,25. Der Eiweissgehalt beträgt danach am 9. Tag 10,50% des Frischgewichtes der Muskeln und steigt bis zur Imago auf 23,43% an.

### C. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Resultate der eigenen Untersuchungen über das Aktomyosin der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *A. pernyi* seien zunächst mit einigen Angaben von andern Insekten verglichen.

GILMOUR und CALABY (1953) untersuchten die physikalischen und enzymatischen Eigenschaften von Aktomyosinen aus Femur- und Thoraxmuskeln von *Locusta migratoria*, wobei sie feststellten, dass die Viskositätszahlen und die ATP-Empfindlichkeiten in Schenkelextrakten grösser waren als in Brustextrakten. Die Autoren erhalten sowohl bei 10-min. Extraktionsdauer als auch bei 24-stündiger Extraktion aus Thoraxmuskeln 92% ATP-Empfindlichkeit. Leider gibt er den Variationsbereich seiner Messungen nicht an. Ein Vergleich mit der bei *A. pernyi* festgestellten ATP-Empfindlichkeit zeigt, dass der *Locusta*-Wert noch im Variationsbereich der *Antheraea*-Muskeln liegt. Die Übereinstimmung beider Insekten kann deshalb als gut bezeichnet werden.

MARUYAMA (1954) stellt in seinen Untersuchungen über die Veränderung der Aktivität von Aktomyosin — Adenosin — Triphosphatase während der Metamorphose von *Musca domestica* fest, dass zwischen dieser Aktivität und der Muskelfunktion während der Entwicklung der Fliege eine Parallelität besteht. Leider wurden diese Versuche nach der Methode der ATP-Aktivitätsbestimmung durchgeführt, sodass die Werte mit meinen Messungen nicht direkt verglichen werden können.

Um dennoch einen Vergleich zwischen Aktomyosin von Hausfliegen und meinen Schmetterlingen ziehen zu können, untersuchte ich die ATP-Empfindlichkeit der Thoraxmuskeln adulter Fliegen. Nach dem Entfernen von Beinen und Flügeln wurden die Thoraces homogenisiert. Die ATP-Empfindlichkeit dieser Muskeln beträgt im Mittel aus 3 Versuchen ca. 102% (Variation 92,8%-109,5%) und stimmt somit auffällig mit *A. pernyi* überein. Trotz dieser

scheinbar guten Parallele besteht im Actomyosin der beiden Arten offensichtlich ein Unterschied. Während bei Imagines von *Antheraea* eine  $8 \cdot 10^{-3}$  m ATP-Lösung genügte, um den Viskositätsabfall während 30 Minuten konstant zu halten (siehe Abb. 24), vermochte diese ATP-Konzentration bei den Extrakten aus Fliegen-thoraxmuskeln die Viskosität nur sehr kurzfristig zu erniedrigen. Erst eine  $4 \cdot 10^{-2}$  m ATP-Lösung erreichte eine 20 Minuten dauernde Viskositätserniedrigung. Daraus darf mit einiger Vorsicht geschlossen werden, dass Fliegenmuskeln einen höheren Myosingehalt besitzen als die Flugmuskeln von *Antheraea*, da die ATP-ase-Wirkung dieser Muskeln bedeutend höher ist.

Aktomyosin aus Muskelextrakten von *Apis mellifica* wurde von MARUYAMA (1957, 1958) untersucht. Die ATP-Empfindlichkeit der Flugmuskeln der Honigbiene beträgt 135-150% und liegt nach diesen Angaben also etwas höher als jene der entsprechenden Muskulatur von *A. pernyi* (102%). Während die Flugmuskeln der Hymenopteren (*Apis mellifica*) und der Dipteren (*Musca domestica*) „fibrilläre“ Struktur aufweisen, besitzen Lepidopteren (*Antheraea pernyi*) und Orthopteren (*Locusta migratoria*) Flug-Muskelfasern vom Typ „close-packed“ (siehe Seite 819).

Dieser morphologische Unterschied der Flugmuskeln von Hymenopteren und Dipteren gegenüber Muskeln von Lepidopteren und Orthopteren drückt sich auch in der Flügelschlagfrequenz aus.

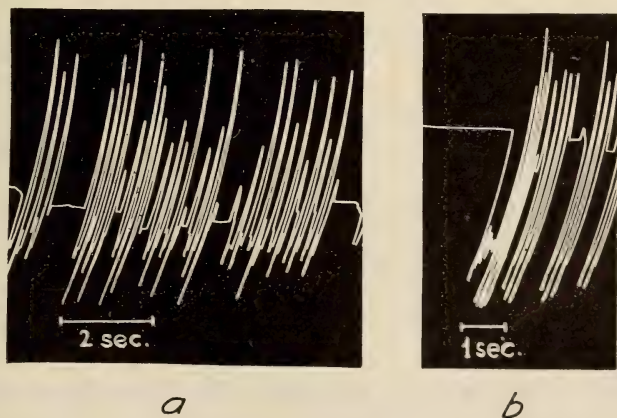


Abb. 28.

Kymogramme zur Berechnung der Flügelschlagfrequenz von *Antheraea pernyi*.  
a) 7,6 Schläge/sek.                      b) 9,0 Schläge/sek.

Für *Apis mellifica* gibt SCHRÖDER (1928) 190, für *Musca domestica* 330 und mehr Flügelschläge pro Sekunde an. Dagegen macht *Locusta migratoria* nur 75-91 Flügelschläge pro Sekunde. Dies veranlasste mich, die Flügelschlagfrequenz von *Antheraea pernyi* mit Hilfe eines Kymographen festzustellen.

Der Schmetterling wurde mit einer Drahtbandage so aufgehängt, dass seine Tarsen nach Entfernen der Unterlage frei beweglich waren. Der Flügel wurde ca. 1 cm von der Flügelbasis entfernt um die Costa an einem festen Draht befestigt. Dieser war mit einem Trinkhalm in gelenkiger Verbindung, der seinerseits über eine Nadel als Achse beweglich war. An der Spitze des Trinkhalmes war eine Blechspitze befestigt, die auf das mit Benzolruss geschwärzte Papier des sich konstant drehenden Kymographen die Flügelschläge aufzeichnete. Aus acht Messungen mit 5 verschiedenen Tieren errechnete ich aus dem Kymogramm im Durchschnitt rund acht Flügelschläge pro Sekunde mit Extremwerten von 5,9-9,5 Schlägen/sec. In Abbildung 28 sind zwei Kymogramme dargestellt: Abbildung 28a mit 7,6 und Abbildung 28b mit 9,0 Schlägen/sec.

In Tabelle 3 sind die morphologischen und physiologischen Angaben von verschiedenen Insekten mit der ATP Empfindlichkeit

TABELLE 3

Vergleich von Muskeltyp, Flügelschlagfrequenz und ATP-Empfindlichkeit verschiedener Insekten

Ordnung	Art	Muskel	Muskeltyp	Flügel- schläge pro sek.	ATP- Empf. in %
Hymenoptera Diptera	<i>Apis mellifica</i> *	Thorax	fibrillär	190	135
	<i>Musca domestica</i>	Thorax	fibrillär	330-396	102
Orthoptera	<i>Locusta migratoria</i> **	Thorax	close-packed	75-91	92
Lepidoptera	<i>Antheraea pernyi</i>	Thorax	close-packed	8	102

\* nach Maruyama (1957)

\*\* nach Gilmour (1953).

verglichen. Daraus kann entnommen werden, dass keine wesentlichen Unterschiede in der ATP-Empfindlichkeit bestehen, trotz der morphologischen und physiologischen Verschiedenheit der Flugmuskeln der einzelnen Insektengruppen.



Auch der Vergleich der ATP-Empfindlichkeit der Flugmuskeln von *Antheraea* mit jener von Kaninchenmuskeln (PORTZEHL, 1950) zeigt ziemlich gute Übereinstimmung zwischen Säuger- und Insektenmuskeln.

Durch die relativ hohe ATP-Empfindlichkeit, die MARUAYMA (1957, 1958) bei Bienen feststellte, die eine Flügelschlagfrequenz von 190 sek. besitzen, könnte man versucht sein, „rasch arbeitenden“ Muskeln eine höhere ATP-Empfindlichkeit zuzuschreiben. Diese Ansicht würde durch die Arbeit von GILMOUR (1953) unterstützt, in der für Beinmuskeln von *Locusta migratoria*, die zum Emporschnellen der Heuschrecke sicherlich eine sehr rasche Kontraktion auszuführen vermögen, eine ATP-Empfindlichkeit von 174% angegeben wird. Demnach müsste bei den Dipteren, deren Flügelschlagfrequenz beinahe doppelt so gross ist als die der Hymenopteren, eine sehr hohe ATP-Empfindlichkeit resultieren. Meine Versuche an Thorax-Muskeln von *Musca domestica* ergaben jedoch in dieser Beziehung einen negativen Befund, indem die durchschnittliche ATP-Empfindlichkeit ziemlich genau jener von *A. pernyi* entspricht, die ja nur 8 Flügel-Schläge pro Sekunde macht. Es besteht somit in der ATP-Empfindlichkeit zwischen den „fibrillären“ Flugmuskeln mit hoher und den „close-packed“-Muskeln mit bedeutend geringerer Kontraktionsfrequenz kein Unterschied.

## 9. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der dorsolongitudinale Flugmuskel der Imago von *Antheraea pernyi* gliedert sich in die fünf Bündel  $dl_{1a-e}$ , die insgesamt 2450 Fasern enthalten. Er ist dem von PRINGLE (1957) als „close-packed“ beschriebenen Flugmuskeltyp zuzuordnen. Die im Mittel  $44.25 \mu$  dicken Muskelfasern sind durchschnittlich aus 980 Myofibrillen aufgebaut, deren Sarcomeren folgende Anordnung der Querstreifungselemente besitzen: Z-I-N-I-Q-H-Q-I-N-I-Z.

2. Die Muskelanlage der Diapausepuppe erstreckt sich als feiner Schleier von einer Segmentgrenze des Mesothorax zur andern und ist noch nicht deutlich in die fünf imaginalen Bündel gegliedert. Sie besteht aus vielen einzelnen Myoblasten.



3. Die Myoblasten der Muskelanlage entstehen während der Vorpuppenzeit aus degenerierenden larvalen Muskelfasern. Sie lösen sich portionenweise von diesen los und scharen sich zur Anlage zusammen.

4. Aus der Anlage der dorsolongitudinalen Flugmuskeln entstehen bis zum 4. Tag die klar voneinander getrennten fünf Bündel  $dl_{1a-e}$ , die bis zum 9. Tag ihre endgültige Lage im Thorax erreichen und bis zum Schlüpftag ständig an Umfang zunehmen.

5. In der histologischen Entwicklung der Flugmuskeln werden fünf Phasen unterschieden:

- I. Die Anlage des Muskelgewebes aus Myoblasten (1.-2. Tag).
- II. Bildung der Muskelfasern (3.-8. Tag).
- III. Bildung der 1. Myofibrillen (8.-9. Tag).
- IV. Entstehung der Querstreifung (10.-13. Tag).
- V. Dickenwachstum der Muskelfasern (13.-21. Tag).

6. Die Frühentwicklung der Flugmuskeln bis zum 7. Tag verläuft bei Tieren mit eingeschalteter Diapause nicht gleich wie bei Tieren ohne Diapause. In Diapausetieren sind sämtliche larvalen Muskeln abgebaut und die Entwicklung beginnt mit der Imaginalanlage. Bei der Metamorphose ohne Diapause werden bis zum 4. Tag nach Verpuppung noch larvale Muskeln abgebaut. Der Aufbau der Anlage der imaginalen Muskulatur beginnt bei beiden schon in der Vorpuppe.

7. Aktomyosin wird im Verlaufe der Muskelentwicklung von *A. pernyi* qualitativ nachgewiesen. Das kontraktile Muskelprotein tritt erstmals am 9. Tag in nachweisbaren Mengen auf, gleichzeitig mit dem ersten Erscheinen von Myofibrillen und kurz vor ihrer Querstreifung.

8. Stickstoffgehalt und Wassergehalt im Verlaufe der Muskelentwicklung werden bestimmt. Der Stickstoffgehalt beträgt bei Imagines 13,4%, bei Puppen am 9. Tag 10,1% des Trockengewichtes. Die entsprechenden Werte des Wassergehaltes sind 72% bei Imagines und 83,4% bei Puppen am 9. Tag. Bezogen auf das Frischgewicht der Muskeln steigt der Stickstoffgehalt von 1,683% am

9. Tag auf 3,754% bei Imagines, der Eiweissgehalt also von 10,5% auf 23,4%.

9. Trotz der Unterschiede der Insektenflugmuskeln, die sich morphologisch in verschiedenen Typen („close-packed“ und „fibrillär“) und physiologisch in verschiedener Flügelschlagfrequenz äussern, stimmen die ATP-Empfindlichkeiten gut überein.

## RÉSUMÉ

Le muscle dorsal longitudinal du mésothorax d'*Antheraea pernyi* (Saturniidae, Lep.) se partage en cinq faisceaux (IIId<sub>1a-e</sub>) comprenant en tout 2450 fibres en moyenne. Son ébauche chez la puppe en diapause se présente comme un voile léger s'étendant d'une extrémité à l'autre du segment, sa structure imaginale n'est pas encore distincte. L'ébauche consiste en nombreux myoblastes qui proviennent chez la prépupe des fibres musculaires larvaires dégénérées. La différenciation du muscle alaire pendant les 21 jours du développement imaginal peut être partagée histologiquement en 5 phases qui sont:

- I. Ebauche du tissu musculaire sous forme de myoblastes (1-2 jours)
- II. Formation des fibres musculaires (3-8 jours)
- III. Formation des premières myofibrilles (8-9 jours)
- IV. Apparition des stries transversales (10-13 jours)
- V. Croissance en épaisseur des fibres musculaires (13-21 jours).

La deuxième partie du travail établit qualitativement l'apparition de l'actomyosine au cours du développement du muscle selon la méthode de PORTZEHL. Cette protéine contractile peut être décelée à partir du 9<sup>e</sup> jour de la métamorphose, en même temps qu'apparaissent les myofibrilles et peu avant leur striation transversale. La teneur en azote et en eau au cours de la formation a été déterminée.

Rapportée au poids du muscle frais, la teneur en azote passe de 1,68% le 9<sup>e</sup> jour à 3,75% chez l'imago. La teneur en albumine s'élève aussi d'environ 10,5% à 23,4%.

## SUMMARY

The dorsal mesothoracic longitudinal muscle of *Antheraea pernyi* (Saturniidae, Lep.) is split into five bundles (IIdl<sub>1a-e</sub>) comprising altogether about 2450 fibres. Its anlage in the diapausing pupa appears as a light veil extending right across the segment; its imaginal structure is still indistinct. The anlage consists of numerous myoblasts which originate in the pre-pupa from degenerate larval muscles. Differentiation of wing muscle during the 21 days of the imaginal development can be divided into 5 histological phases:

- I. Anlage of muscular tissue in the form of myoblasts (1-2 days)
- II. Formation of muscle fibres (3-8 days)
- III. Formation of the first myofibrillae (8-9 days)
- IV. Appearance of the transverse striae (10-13 days)
- V. Thickening of the muscle-fibres (13-21 days)

The second part of this paper deals qualitatively with the appearance of actomyosin during muscle development by the method of PORTZEHL. This contractil protein can be distinguished from the 9th day of metamorphosis at the same time as appear the myofibrils and before the appearance of striation. Nitrogen and water-contents during muscle-formation have been determined.

By comparison with fresh muscle, the nitrogen content passes from 1,68% on the 9th day to 3,75% in the imago and the protein-content also increases from about 10,5% to 23,4%.

## 10. LITERATURVERZEICHNIS

- BARGMANN, W. (1948) *Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen I: Zellen und Gewebelehre*. Georg Thieme, Stuttgart.
- BLAUSTEIN, W. (1936) *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte *Ephesia kühniella* Zeller*, Z. Morph. u. Oekol. Tiere: 30, 333-354.
- BREED, R. R. (1903) *The changes which occur in the muscles of a beetle. *Thymalus marginicollis* Chevr., during metamorphosis*. Bull. of the Museum of comp. Zool.: 40, 317-382.
- BUCHER, O. (1959) *Die Amitose der tierischen und menschlichen Zelle*. Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung VI, E 1. Springer-Verlag, Wien.



- DUBUISSON, M. (1946) *Différenciation électrophorétique de myosines dans les muscles au repos et fatigués, de Mammifères et de Mollusques*. *Experientia*: 2, 258-259.
- EDWARDS, G., P. SANTOS, H. SANTOS, P. SAWAYA (1954) *Electron microscopic studies of insect muscle I. Flight and coxal muscle of *Hydrophilus piceus**. *Ann. Entomol. soc. of America*: 47, 343-367.
- GILMOUR, D. (1961) *The biochemistry of insects*. Acad. press, New York and London.
- and J. H. CALABY (1953) *Physical and enzymic properties of actomyosins from the femoral and thoracic muscles of insects*. *Enzymologia*: 16, 23-33.
- GODLEWSKI, E. (1902) *Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*: 60, 11-156.
- HÄGGQVIST, G. (1931) *Gewebe und Systeme der Muskulatur*. Handbuch der mikrosk. Anat. d. Menschen 2<sup>3</sup>, Springer, Berlin.
- HANSON, J. (1956) *Studies on the cross-striation of the indirect flight myofibrile of the blowfly *Calliphora**. *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*: 2, 691-709.
- HEIDENHAIN, M. (1913) *Über die Entstehung der quergestreiften Muskelsubstanz bei der Forelle*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*: 83, 427-447.
- HUFNAGEL, A. (1918) *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.)*. *Arch. Zool. exptl.*: 57, 47-202.
- HUXLEY, H. and J. HANSON (1954) *Changes in the cross-striation of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation*. *Nature*: 173, 973-976.
- JORDAN, H. E. (1920) *Studies in striped muscle structure. The development of the sarcostyle of the wing muscle of the wasp*. *Anat. Rec.*: 19, 97-123.
- LEES, A. D. (1955) *The physiology of diapause in arthropods*. Cambridge Univ. Press.
- MARUYAMA, K. (1954) *The activity change of Actomyosinadenosinetriphosphatase during insect metamorphosis*. *Biochim. et Biophys. acta*: 14, 284-285.
- (1957) *Interaction between ATP and Actomyosins from honeybee muscles during pupal development*. *Ztschr. f. vergl. Physiol.*: 40, 451-453.
- (1958) *Interaction of insect Actomyosin with Adenosinetriphosphate*. *J. cellul. and compar. physiol.*: 51, 173-187.
- MLODOWSKA, J. (1908) *Zur Histogenese der Skelettmuskeln*. *Anz. Akad. Krakau, math. natr. Ke.* 145-171.
- V. MÖLLENDORFF, W. (1933) *Lehrbuch der Histologie*. 23. Aufl., Fischer, Jena.



- MOSCONA, A. (1955) *Cytoplasmatic granules*. Exptl. cell. res.: 9, 377-380.
- NÜESCH, H. (1952) *Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus*. Rev. Suisse Zool.: 59, 294-301.
- (1953) *The morphology of the thorax of telea polyphemus (Lepidoptera)*. J. morphol.: 93, 589-609.
- (1954) *Segmentierung und Muskelinnervation bei Telea polyphemus*. Rev. Suisse Zool.: 61, 420-428.
- (1955) *Das thorakale Nervenmuskelssystem der Puppe von Telea polyphemus*. Rev. Suisse Zool. 62, 211-218.
- (1957a) *Die Morphologie des Thorax von Telea polyphemus*. Zool. Jb. (Anat.): 75, 615-642.
- (1957b) *Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe*. Verh. Naturforsch. Ges. Basel: 68, 194-216.
- (1962) *Zur Entwicklung der Muskelfunktion*. Verh. Naturforsch. Ges. Basel: 73, 352-353.
- (1965) *Die Imaginalentwicklung von Antheraea polyphemus Cr. (Lepidoptera)*. Zool. Jb. Anat. 82, 393-418.
- PÉREZ, Ch. (1910) *Métamorphose des muscides (Calliphora erythrocephala Mg.)*. Arch. Zool. exptl.: 5, Série 4, 1-266.
- PORTZEHL, H., G. SCHRAMM und H. H. WEBER (1950) *Aktomyosin und seine Komponenten*. Ztschr. f. Naturforsch.: 5 b, 61-74.
- PRINGLE, J. W. S. (1957) *The insect flight*. Cambridge Univ. Press.
- REICHEL, H. (1960) *Muskelphysiologie*, Springer-Verlag, Berlin.
- ROEDER, K. D. (1951) *Movements of the thorax and potential changes in the thoracic muscles of insects during flight*. Biol. Bull.: 100, 95-106.
- SCHRÖDER, Ch. (1928) *Handbuch der Entomologie*. Fischer, Jena.
- TELLO, J. F. (1922) *Die Entstehung der motorischen und sensiblen Nervenendigungen*. Ztschr. f. Anat. und Entw. gesch.: 64, 365-390.
- TIEGS, O. W. (1955) *The flight muscles of insects*. Philosoph. Trans. roy. sci.: 238, 221-345.
- WEBER, H. und H. PORTZEHL (1952a) *Muscle contraction and fibrous muscle proteins*. Adv. protein chem.: 7, 162-246,
- (1952b) *Kontraktion, ATP-Cyclus und fibrilläre Proteine des Muskels*. Ergebn. Physiol.: 47, 369-468.
- WEED, I. (1937) *Cytological studies of developing muscle, with special reference to myofibrils, mitochondria, Golgi material and nuclei*. Ztschr. f. Zellforsch.: 25, 515-540.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1953) *The principles of insect physiology*. Methuen, London.
-

# Hybridization of two subspecies of *Xenopus laevis* (Daudin)\*

by

**A.W. BLACKLER<sup>1</sup>, M. FISCHBERG<sup>2</sup> and D.R. NEWTH<sup>3</sup>**

1. Cornell University, Department of Zoology, Ithaca N. Y. (USA).
2. Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.
3. Department of Zoology, University of Glasgow.

With 12 figures in the text

## INTRODUCTION

The South African Clawed Toad, *Xenopus laevis*, is an aglossal Anuran which has been much favoured in recent years for embryological research since the discovery that it can breed successfully after injections of gonadotropic hormone at any time of the year. The larvae are easily reared to metamorphosis in about five weeks at 22°C when fed with nettle powder, and sexually mature adults are obtained about 10 months later.

The species was originally described in 1802 by Daudin as *Bufo laevis* and the generic name of *Xenopus* was later established by WAGLER (1827). In subsequent years the taxonomic status of species within the genus was the source of some controversy, and PARKER (1936, 1956) has attempted to clarify the situation with respect to *Xenopus laevis*. In this species Parker distinguished four subspecies, of which the two we are concerned with here are *X. l. laevis* (Daudin) and *X. l. victorianus* (Ahl).

---

\* Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds national de la Recherche, n° 2219.

*X. l. laevis* is the more southern form and is also the larger subspecies. *X. l. victorianus* is found in Uganda and its geographical distribution has not been reported as overlapping that of *X. l. laevis*; it is also the smallest of all subspecies. Apart from distribution and size, the two subspecies differ in other characters, some of which are described below, by which anyone familiar with the living forms can distinguish them at almost every stage from the fertilized egg to the adult.

AHL (1924) in his original description gave species status to *X. l. victorianus*, since the form is so markedly different from *X. l. laevis*. Our immediate concern with the status of the two toad types arose from nuclear transplantation studies (GURDON 1961) and primordial germ-cell transfers (BLACKLER 1962) involving embryos of the two forms. This work required that the precise relationship of the toads be known, and in this present paper we present an account of the hybridization of the two forms and in addition some details of development and adult characters of *X. l. victorianus* of which, as far as we are aware, there is no record in the *Xenopus* literature.

## MATERIAL AND METHODS

The *X. l. laevis* toads (hereafter referred to as *Xll*) employed were of unknown origin and taken from a laboratory stock. During the final stages of this analysis we were able to examine freshly-caught specimens from South Africa. No substantial differences were detected between these and the laboratory specimens actually used.

The *X. l. victorianus* toads (hereafter referred to as *Xlv*) were caught at Kampala, Uganda and sent directly to London.

## OBSERVATIONS AND RESULTS

Reciprocal hybridizations were attempted and turned out to be entirely successful. The resulting tadpoles were raised to sexually mature toads. In order to test the fertility of these hybrid toads, matings were made between individuals resulting from the hybrid

cross  $Xll\text{♀} \times Xlv\text{♂}$  as well as backcross matings to each of the parent subspecies. The fertility of individuals resulting from the hybrid cross  $Xlv\text{♀} \times Xll\text{♂}$  has been less fully tested but the results give no reason to suppose that this fertility differs significantly from that revealed by the reciprocal hybrids.

*Adult characters of  $Xll$  and  $Xlv$  toads*

$Xll$ , as mentioned previously, is a larger toad than  $Xlv$ : females in the wild often exceed 100mm in snout-vent length in  $Xll$  but do not normally exceed 65mm in  $Xlv$ . There is a commensurate difference in weights — the average weights of female and male  $Xll$  being 75 and 45 gms. respectively, as compared with 15 and 8.5 gms. for  $Xlv$ .

The dorsal colouring of  $Xll$  varies from dark green to a yellow-brown general hue with black markings. The pattern of the markings shows a wide variation between a marbled effect and large solid

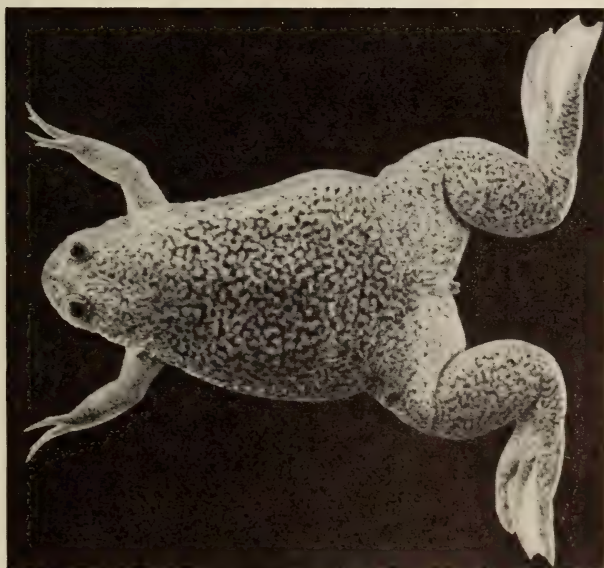


FIG. 1.

Dorsal pattern of *X. l. laevis*. Length 93 mm.  
This female shows the marbled pattern.



patches. In *Xlv* the dorsal surface is a pale to dark olive green, always clearly distinguishable from the *Xll* colour, and the black markings are indefinite or absent (figs. 1-3).



FIG. 2.

Dorsal pattern of *X. l. laevis*. Length 107 mm.

This female shows a dorsal pattern in solid patches (compare with fig. 1).

The ventral surface of *Xll* is usually white, more rarely a very pale yellow. Rarely an individual may be found with fine dark grey spots. In *Xlv* the ventral surface anterior to the hind legs is pure white but the undersides of the hind legs have a most characteristic orange-yellow colour which is usually freckled with black spots. The orange-yellow pigmentation extends somewhat dorsally so that when the animal is viewed from above the lateral parts of the hind limbs, as well as the cloacal region, are noticeably different in colour and spotting from the same regions in *Xll*. A final point about the colour of the hind limb undersides is that it seems to vary with nutrition since laboratory-bred *Xlv* show yellow instead of orange-yellow tints (figs. 4 and 5).

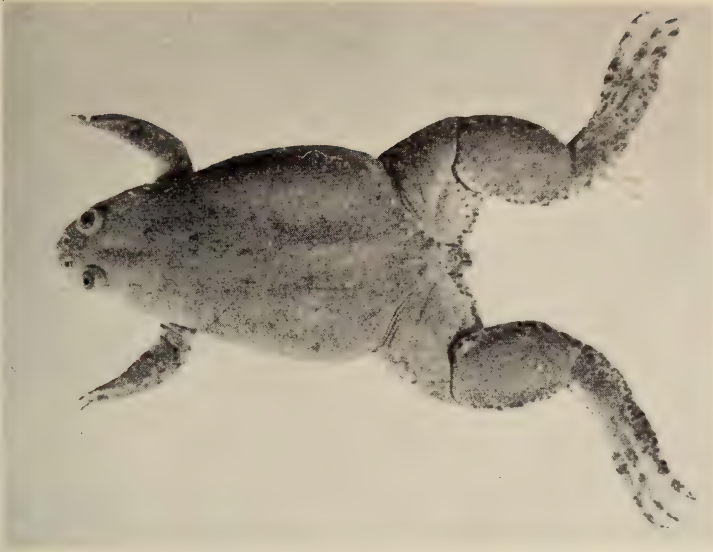


FIG. 3.

Dorsal pattern of *X. l. victorianus*.

Length 60 mm. Note absence of marked pattern of this female and the fine spots on the insides of the thighs.



FIG. 4.

Ventral surface of male *X. l. laevis*.

Length 72 mm. Note immaculate nature of surface and nuptial pigment on underside of arms.

Apart from these size and colour differences, two other characters remain to be mentioned. The outline of the head from above is paraboloid in *Xll*, almost a semi-circle in *Xlv*. The iris of the eye is yellow in *Xlv*, and brown in *Xll*.



FIG. 5.

Ventral surface of female *X. l. victorinus*.  
Length 60 mm. Note spotting on undersides of legs. The claws have been partially clipped for purposes of recognition.

WICKBOM (1945) has determined the diploid number ( $2n$ ) for *Xll* as 36. This figure has been checked by J. REYNAUD (personal communication) and the same number found for *Xlv*.

#### *The development of Xll and Xlv.*

The embryology of *Xll* has been treated in the "Normal Table of *Xenopus laevis*" (NIEUWKOOP and FABER 1956). The development of *Xlv* is, in general, directly comparable with that described in the Normal Table and we list here only those differences that have been useful to us in undertaking this analysis.

A) There is a pronounced difference in egg size and colouration. *Xll* eggs have a mean diameter of 1.35-1.55 mm, the smaller eggs

being laid usually by young females and egg size being constant for all eggs laid in one spawning by any particular female. *Xlv* eggs have a diameter of 1.0-1.05 mm. The difference in egg sizes is reflected in differences in the length of embryos prior to the feeding stage; for example, at stage 41 of the Normal Table a *Xlv* larva is two-thirds the length of a *Xll* larva.

The animal hemisphere pigment of *Xll* eggs is usually a chocolate brown whereas *Xlv* eggs are always pale brown or even grey. This difference is reflected in differences of the general colouration of embryos up to the pre-feeding larval stage.

B) The eyecup is proportionately larger in *Xlv* embryos of stages 33-40 than in *Xll*. Because of the very pale general colouration, the melanin of the *Xlv* eyecup appears strongly contrasted.

C) There is clear distinction in the time of first appearance of the melanophores (as opposed to general embryonic pigment). These make their appearance before hatching, at stage 33/34 in *Xll*, but not until after hatching, at stage 39-40, in *Xlv*.

D) In both forms the anal tube makes its appearance at stage 41 of the Normal Table. In *Xlv* the tube makes a more acute angle with the gut than in *Xll*. The main endodermal mass, viewed laterally at this stage, is broadly elliptical in *Xll*, almost circular in *Xlv*.

E) Melanophores appear in the skin immediately covering the anal tube shortly after *Xlv* tadpoles begin to feed (stages 48-49) but do not appear in *Xll* tadpoles until some two weeks later, by which time the tadpoles are at stages 56-57.

F) Viewed from above the oral tentacles are barely divergent in *Xll*, divergent in *Xlv*, though there is some variation in the expression of this character.

G) Between stages 53-58 of larval development, the tadpoles of *Xll* appear transparent to the naked eye except where there are patches of chromatophores. In *Xlv* the transparent regions have a pale brown hue.

H) As the tadpoles approach metamorphosis (stage 57), the distal part of the tail appears bent more dorsally in *Xlv* than in



*Xll*. This is probably because the tail-fin is broader at the bend in *Xlv*.

I) At the commencement of metamorphosis (stage 58) the erupted fore limbs are stouter in *Xlv* and are held vertically downward with a pronounced bend. In *Xll* the arms are more slender and tend to be held laterally or even sloping slightly posteriorly.

J) The process of metamorphosis proceeds more slowly in *Xlv* (13 days) than in *Xll* (9 days) at 22°C and the final stages of tail resorption are quite different. The resorbing tail remains laterally flattened and curls dorsally in *Xll*, whereas in *Xlv* the tail becomes cylindrical and tends to droop between the hind legs.

K) After metamorphosis is complete (stage 66 +) colour differences between the two subspecies begin to manifest themselves. Young *Xlv* extremities have a pinkish hue at first, and then develop a light yellowish-green dorsal pigmentation. Later a fine freckling of dark green is shown on the back which extends onto the edges of the hind limbs. The ventral surface is at first white, except for a fleshy appearance to the hind limb undersides. After 3-4 months, these latter begin to acquire the deep yellow pigment and black spotting. Young *Xll* toads rapidly develop a dark green ground colour on the upper surface and black mottling. The dorsal pattern gradually becomes increasingly pronounced with age.

L) *Xlv* toads reach sexual maturity more quickly than *Xll* in our laboratory conditions (7-8 months, as against 10-11 months).

*The development and characteristics of the reciprocal hybrids.*

(a)  $Xlv\text{♀} \times Xll\text{♂}$ : The fertile eggs obtained from this mating were of course normal *Xlv* eggs. Their subsequent development was entirely like that of *Xlv* eggs up to metamorphosis with respect to the characters listed above, except that the appearance of the anal melanophores was slightly delayed (stage 50). At metamorphosis, the process of tail resorption showed both *Xll* and *Xlv* influences in that while the tail became cylindrical in section, it did not droop between the legs but was carried straight except for a slight dorsal inclination in its distal part. This was the first intermediate or "hybrid" character recognised during development.

(b)  $Xll\text{♀} \times Xlv\text{♂}$ : The size and colour of the eggs was plainly *laevis*-like, as was the colouration and growth-rate of the embryos. The *Xlv* influence is first apparent in the late appearance of the body melanophores which occurred after hatching instead of before. The anal melanophores appear at stage 50. It seems, therefore, that the *Xlv* genes determine the time of appearance of the body and anal tube melanophores and thus show dominance over their *Xll* counterparts. At metamorphosis, the process of tail resorption shows the hybrid nature commented on previously.

(c) Hybrid characters: The sexually mature toads of both hybrid combinations show differences from the parent forms. The average snout-vent length of females in both combinations is 75 mm, of males 60 mm, and the respective average weights are 46 and 24 gms. The data have to be compared with measures of *Xll* and *Xlv* bred under laboratory conditions since it is our experience that laboratory-reared toads are smaller than wild-caught specimens. Since bred *Xll* females do not exceed 93 mm, and males 80 mm,

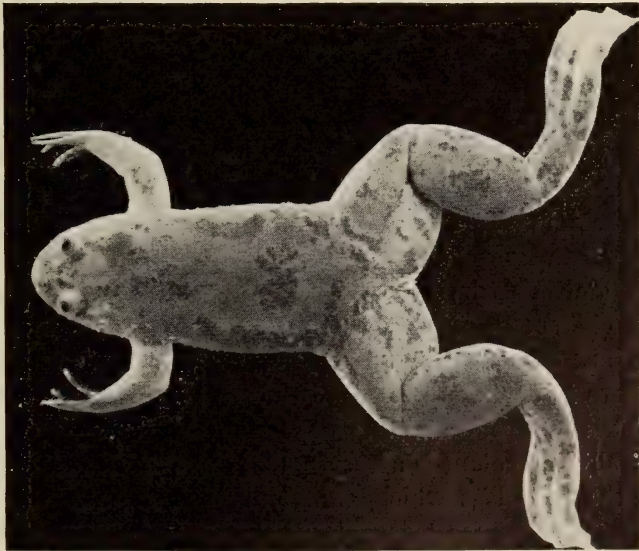


FIG. 6.

Dorsal surface of male hybrid *X. l. victorianus/laevis*. Length 60 mm. Note the "hybrid" pattern which is made up of an aggregate of dark spots.

while the respective figures for *Xlv* are 55 and 45 mm, with weights in proportion, one may justifiably conclude that the hybrid toads are intermediate in size between *Xll* and *Xlv*.



FIG. 7.

Dorsal pattern of male hybrid *X. l. laevis/victorianus*.  
Length 60 mm. Note the "hybrid" pattern (compare with fig. 6).

The general colouration of the dorsal surface is a characteristic dark green, and yet quite different from the *Xll* colour in being more brilliant. The darker markings are also typical of the hybrid in being composed of distinct patches of aggregations of black freckles. The dorsal pattern is carried to the lateral limits of the body where it terminates as a distinct line. The fine freckling of *Xlv* is not seen (figs. 6 and 7).

Ventrally the colour is a very pale cream, except for the undersides of the hind legs which are a pale orange and spotted with black. The orange is deeper in the *Xlv/Xll* combination than in the reciprocal hybrid, and the black spots are slightly larger. Although this difference exists between the combinations, both are *Xlv* — like and show dominance of *Xlv* genes for these characters (figs. 8 and 9).



FIG. 8.

Ventral surface of male hybrid *X. l. victorinus/laevis*.  
Length 60 mm. Note the spotting of the legs.



FIG. 9.

Ventral surface of male hybrid *X. l. laevis/victorinus*.  
Length 60 mm. Note weak spotting on undersides of thighs.



*The fertility and development of hybrid intercrosses and backcrosses to parent subspecies.*

To substantiate the subspecific status of *Xll* and *Xlv* we were able to demonstrate the fertility of the hybrid toads by mating them to each other and with toads of the parent type. The latter crosses were made reciprocally with respect to both sexes.

For the *Xlv/Xll* combination, only two hybrid intercrosses were made. The development of the eggs from these was quite normal and metamorphosed toads were obtained. Thus, since there seemed no difference between the hybrid combinations in this respect, the major part of our analysis was made on hybrids of the *Xll/Xlv* combination. For the sake of brevity, a summary of our results is set out in Table 1.

From these data of development we select a few items for comment:



Fig. 10.

Dorsal surface of female toad from a mating of a female *laevis/victorianus* hybrid with a *victorianus* male. The dorsal pattern is predominantly hybrid, but the toes show the banding characteristic of *victorianus*. — Compare with figs. 1 and 3.

- a) There is a variation in the size of eggs laid by hybrid females. At its lowest limit (1.04 mm) it is the same as *Xlv* egg size, but the upper limit of 1.28 mm is intermediate between the egg



FIG. 11.

Dorsal surface of another toad, this time a male, from the same mating as the toad in fig. 10. The hybrid pattern is still evident, but the banding of the toes and the freckling of the thighs and arms are characteristic of *victorianus*.

- sizes of *Xll* and *Xlv*. It must be stressed that this variation in egg size is *between* hybrid females and not within the eggs laid by any particular female;
- b) the lengths of young larvae can be related to the initial size of the eggs that gave rise to them — thus the smallest eggs give rise to tadpoles closely resembling *victorianus* in size. Uniformity of egg size for the spawn of any one female is the rule, and so is uniformity of larval length up to stage 47. Thereafter a few larvae are smaller than the rest, a fairly common occurrence in stocks of *Xenopus* tadpoles, especially when cultures are crowded;

TABLE 1  
*Details of fertility and development of hybrid intercrosses and backcrosses to parent forms*  
 Hyb = hybrid.

	XII	XIV	Hyb ♂ × XIV ♀		Hyb ♀ × XIV ♂		Hyb ♂ × XII ♀		Hyb ♀ × XII ♂		Hyb ♀ × Hyb ♂	
			Mat- ing 1	Mat- ing 2	Mat- ing 1	Mat- ing 2	Mat- ing 1	Mat- ing 2	Mat- ing 1	Mat- ing 2	Mat- ing 1	Mat- ing 2
Egg diameter in mm	1.35-1.50	1.00-1.05	1.05	1.04	1.09	1.10	1.48	1.40	1.04	1.24 <sup>1</sup>	1.28 <sup>3</sup>	1.15
% cleavage in cross	—	—	61.7	53.7	79.5	82.1	12.4	21.0	0.0 <sup>2</sup>	3.0	82.1	69.4
% normal develop- ment of cleaved eggs	—	—	72.4	89.0	92.7	88.8	98.0	84.0	.	97.8	80.0	94.1
Length at st. 2½ (mm)	2.5-2.7	2.2	.	1.8	2.1	2.1	2.6	2.5	.	2.5	2.6	2.3
Length at st. 40 (mm)	6.0-6.6	4.1	4.1	4.1	4.1	4.2	6.3	6.3	.	5.7	5.8	6.0
Length at st. 47 (mm)	11-13	8.0	8-9	8-9	8.9	9.0	12.2	11.0	.	10	10	8
Length at st. 51 (mm)	26-32	18-24	.	18-20	20-21	23	26-27	26-27	.	26-30	26-30	23-25
Length at st. 58 (mm)	55-80	60-70	.	56	55	55	.	52-60	.	.	59-62	55-57
Snout-vent length at st. 66 (mm)	14-17	14-17	14	13	14	14	.	14-17	.	14-16	13	13
Stage when anal me- lanophores appear	57	49-50	50	50	50	49-50	.	51	.	51	50	50

<sup>1</sup> The only hybrid female to lay large eggs.

<sup>2</sup> Male did not clasp.

<sup>3</sup> The same female as in 1 some two months older.

- c) in all hybrid matings, the anal tube melanophores appear at the same time as in the original crosses (stage 50). There is no evidence of segregation; although our tadpole samples were small,



FIG. 12.

Dorsal surface of another toad from same mating as toads in figs. 10 and 11. Here the hybrid pattern is almost absent, and the appearance of the back strongly resembles *victorinus*.

all tadpoles developed the melanophores between stages 49 and 51. It is worthy of record that appearance at stage 49-50 occurs in the backcrosses to *Xlv*, at stage 51 in backcrosses to *Xll*.

#### *Examination of toads resulting from intercrosses and backcrosses*

The metamorphosed toads which resulted from the tests of hybrid fertility were kept for six months to be sure that the animals did not show any undue post-metamorphic mortality. At the conclusion of our observations, the average lengths and weights of these toads were much as one might expect from consideration of the expected range of genotypes (Table 2).



TABLE 2

*Summary of length and weight data obtained from measures of offspring aged 6 months after metamorphosis and obtained from matings involving hybrid toads. Each sample consisted of not less than 30 animals.*

Type of mating from which toads obtained	Average weight (gms)	Average weight of largest and smallest toads	Average length (mm)	Average length of longest and shortest toads
Hyb ♂ × <i>victorianus</i> ♀	7.18	7.08	33.6	32.5
Hyb ♀ × <i>victorianus</i> ♂	8.13	8.23	41.0	39.0
Hyb ♀ × Hyb ♂	9.04	10.40	43.3	45.5
Hyb ♂ × <i>laevis</i> ♀	10.00	11.90	44.2	44.5
Hyb ♀ × <i>laevis</i> ♂	10.80	10.30	46.8	44.0

Just as weights and lengths are distributed according to the expected proportion of *laevis* and *victorianus* chromosomes present, so the colour patterns of the toads tends to resemble *Xll* and *Xlv* patterns according to the nature of the backcrosses. It is very difficult to make objective judgements for the fine characteristics that distinguish the subspecies, and thus we only feel confident enough to state that offspring of the backcross of a hybrid to *laevis* tend to show pattern nearer to *laevis* etc., etc. (figs. 10-12).

## DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Our results support the systematic placing by PARKER (1936) of *Xenopus laevis laevis* Daudin and *X. l. victorianus* Ahl as subspecies of *Xenopus laevis*. Although these toads are different in many of their morphological and developmental characters, and exist in the wild in geographical isolation, there is no reproductive barrier between them.

This conclusion enables one to evaluate the experiments of GURDON (1961) and BLACKLER (1962). Both these authors, in different embryological contexts and using different embryological techniques, experienced no incompatibility in their material since it had but subspecific character. The results of GURDON (1962) in his studies of nuclear transfer between the two species *X. laevis* and *X. tropicalis* in which he found developmental arrest at specific

embryonic stages, thereby gain in interest, especially when one considers that in using these toads no development results in attempted hybrid combinations.

Another similarity between the subspecies has been recorded by HAMILTON (1962), who found little difference in survival between androgenetic *laevis* haploids and haploid androgenetic hybrids developing from *victorianus* cytoplasm with *laevis* sperm.

### ACKNOWLEDGEMENTS

It is a pleasure for us to express our thanks to Mrs. A. Gibson, Miss J. McConnell and Miss G. Lasterie for their help in looking after the material used in this analysis. We should also like to thank the British Empire Cancer Campaign, the Nuffield Foundation, and the Fonds National Suisse for financial support.

### REFERENCES

- AHL, E. 1924. *Ueber einige afrikanische Frösche*. Zool. Anz. 60: 270-1.
- BLACKLER, A. W. 1962. *Transfer of primordial germ-cells between two subspecies of Xenopus laevis*. J. Embryol. exp. Morph. 10: 641-51.
- GURDON, J. B. 1961. *Transplantation of nuclei between two subspecies of Xenopus laevis*. Heredity 16: 305-15.
- 1962. *The transplantation of nuclei between two species of Xenopus*. Dev. Biol. 5: 68-83.
- HAMILTON, L. 1962. Ph. D. thesis. University of London.
- NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis* (Daudin). Amsterdam: North Holland Publ. Co.
- PARKER, H. W. 1936. *Reptiles and amphibians collected by the Lake Rudolf Rift Valley expedition*. Ann. Mag. Nat. Hist. 18: 596-601.
- 1956. In *Normal Table of Xenopus laevis*, pp. 9-12.
- WAGLER. 1827. Footnote to letter of H. Boie. Isis 20: 726.
- WICKBOM, T. 1949. *Further cytological studies on Anura and Urodela*. Hereditas 35: 33-48.
-



# Versuche über den Einfluss intermittierender Belichtung auf die Genitalfunktion der Maus

von

**Suzanne BLOCH**

Universitäts-Frauenklinik Basel (Direktor: Prof. Dr. Th. Koller)

Mit 2 Textabbildungen.

In einer früheren Arbeit (Bloch 1964) haben wir den Einfluss von Dauerbelichtung und -Verdunkelung auf die Genitalfunktion der Maus untersucht und konnten gewisse Wirkungen der Behandlung feststellen.

1. Die Hypophysen der belichteten und verdunkelten Tiere waren signifikant schwerer als die der Kontrolltiere.
2. Die Ovarien der belichteten und verdunkelten Weibchen wiesen häufige Anomalien der Eizellen und Follikel auf: Zerfall der Ova, vorzeitige Teilung, Fehlen des cumulus oophorus und Ausbleiben der Luteinisierung.
3. Während der ersten 2 Wochen der Trächtigkeit hatten die belichteten und verdunkelten Weibchen zahlreiche Oestrustage. Bei den belichteten Tieren war die Differenz zu den Kontrollen signifikant.
4. Bei den belichteten Männchen blieben die Testes dauernd im Scrotum.
5. Das psychische Verhalten der belichteten Tiere war verändert, sie waren unruhig, kämpferisch und standen vielfach in auf-



rechter Haltung auf den Hinterbeinen zur Lichtquelle aufblikkend. Es wurden sehr häufig Deckakte bei Tage beobachtet.

Andere Faktoren des Genitallebens wurden durch die Behandlung nicht beeinflusst, nämlich der Zeitpunkt der Vagina-Eröffnung (nicht eindeutig), die Genitalzyklen, die Nidationsverzögerung bei säugenden Weibchen, Beginn und Intensität der Fruchtbarkeit (Zahl der Würfe und Jungen), das Gewicht der Tiere und das der Ovarien und Testes.

Wir haben jetzt Versuche durchgeführt, um zu ermitteln, ob die an den dauerbelichteten Tieren beobachteten Wirkungen auf das Fehlen der rhythmischen Periodizität im Wechsel von Licht und Dunkel oder auf den Einfluss des Lichtes als solches zurückzuführen sind. Wir haben Mäuse desselben Stammes NMRI unter sonst gleichen Bedingungen nur tagsüber während 10 Stunden mit 300 Lux belichtet, in der übrigen Zeit waren die Tiere der natürlichen Dämmerung und nächtlichen Dunkelheit ausgesetzt.

Die Ergebnisse waren folgende:

#### 1. *Hypophysengewichte*

Die bei den dauerbelichteten und -verdunkelten Tieren festgestellte Zunahme der Hypophysengewichte gegenüber den Kontrollen trat bei den tagsüber belichteten nicht ein. Zwischen dem Mittelwert der Versuchsgruppe ( $10,22 \pm 1,46^1$ ) und dem Mittelwert der Kontrollen ( $7,89 \pm 0,67^1$ ) besteht kein signifikanter Unterschied ( $P > 0,1$ ).

#### 2. *Die Histologie der Ovarien*

Die Defekte der Follikel und Eizellen, die wir früher zwar bei allen Weibchen, aber bei den belichteten viel häufiger als bei den verdunkelten und Kontrolltieren beobachtet haben, wurden jetzt an den tagsüber belichteten und Kontrolltieren nachgeprüft. Dabei haben wir unterschieden zwischen zwei Kategorien:

- a) Junge Follikel mit kleinen Eizellen. Diese liegen oft in « Nestern » beisammen.

---

<sup>1</sup> Standardabweichung des Mittelwertes.

- b) Follikel mit Antrum und solche noch ohne Antrumbildung, in denen die Eizellen die Grösse der Ova in den Reifefollikeln erreicht haben.

Die Defekte sind dieselben wie bei den dauerbelichteten Tieren, Zerfall der Eizellen, vorzeitige Teilung, Fehlen des cumulus oophorus und der Luteinisierung. Wir verweisen deshalb auf die Abbildungen in der zitierten Arbeit über Dauerbelichtung. Als zerfallene Eizellen bezeichnen wir solche, deren Plasma nicht homogen, deren Konturen nicht regelmässig und scharf sind und die verfrühte Teilungserscheinungen und offensichtliche Zerfallsmerkmale zeigen. Ganz grosse, sprungreife Follikel wiesen nie zerfallene Eizellen auf, da wahrscheinlich mit dem Zerfall der Ovula die Weiterentwicklung des Follikels aufhört. Die wenigen intakten Eizellen in den Follikeln ohne Cumulus sind in der Zahl der zerfallenen Eizellen inbegriffen.

TABELLE

	Zahl der unter- suchten Ovarien	Zerfallene Eizellen (kleine)	Zahl pro Ovar	Zerfallene Eizellen (grosse)	Zahl pro Ovar	Gesamt- zahl der zerfallenen Eizellen pro Ovar
Bel. Weibchen . .	10	147	14,7	168	16,8	31,5
Bel. F <sup>1</sup> Gen. . . .	10	182	18,2	207	20,7	38,9
Kontrollen . . .	13	81	6,2	123	9,5	15,7

Es zeigt sich, dass die belichteten Weibchen mehr als doppelt so viele zerfallene Eizellen pro Ovar aufweisen als die Kontrollen. Diese Wirkung ist auf den Einfluss des Lichtes als solches zurückzuführen, da die Tiere nur intermittierend belichtet und somit dem rhythmischen Wechsel von Licht und Dunkel ausgesetzt waren.

### 3. Oestrustage während der Trächtigkeit

Diese Beobachtung konnten wir, da uns nicht genügend trächtige, tagsüber belichtete Weibchen zur Verfügung standen, nicht nachprüfen.

#### 4. *Der Descensus der Testes*

Diese bei den dauerbelichteten Tieren auffälligste Erscheinung war bei den intermittierend belichteten noch deutlicher. Der



Abb. 1.

Drei Monate altes Männchen zwei Monate lang tagsüber belichtet.

Descensus begann im Alter von 3 Wochen, steigerte sich bis zu 6 Wochen und blieb dann ständig sehr auffallend (Abb. 1, 2). Wurde die Belichtung abgebrochen, traten die Testes nur allmählich (im Verlaufe von 3 Wochen) wieder in die Leibeshöhle, um bei neuerlicher Belichtung sehr rasch (nach 24 Stunden) wieder ins Scrotum zu treten.

#### 5. *Das psychische Verhalten*

Obwohl wir bei den dauerbelichteten Tieren den kontinuierlichen Descensus der Testes als Ausdruck psychischer Erregung gewertet haben, müssen wir feststellen, dass wir bei den tagsüber belichteten Tieren, bei denen der Descensus noch auffälliger war, ausser einer gewissen Unruhe, das bei den dauerbelichteten beobachtete aberrante Verhalten wie häufige Kämpfe, Deckakte bei



Tage und namentlich die aufrechte Haltung auf den Hinterbeinen nicht beobachten konnten.



ABB. 2.

Zwei Monate altes Männchen von Geburt an tagsüber belichtet.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass ein Teil der an den dauerbelichteten Tieren beobachteten Veränderungen, nämlich der Zerfall zahlreicher Eizellen in den Follikeln und der Descensus der Testes sich auch bei den tagsüber belichteten Mäusen fanden und somit auf den Einfluss des Lichtes und nicht auf den fehlenden Rhythmus zurückzuführen sind, während das Gewicht der Hypophysen und das psychische Verhalten durch die intermittierende Belichtung nicht beeinflusst wurden, also der Dauerbelichtung und dem Fehlen der nächtlichen Dunkelheit zugeschrieben werden müssen. Da die Beeinflussung des psychischen Verhaltens möglicherweise über die Hypophyse erfolgt, hängen diese beiden Faktoren vielleicht zusammen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Folgende Wirkungen der Dauerbelichtung auf die Genitalfunktion der Maus liessen sich auch bei nur tagsüber belichteten Tieren feststellen:-



Häufige Zerfallserscheinungen der Eizellen und Follikel, der kontinuierliche Descensus der Testes. Dagegen traten die bei den dauerbelichteten Tieren beobachteten Veränderungen des psychischen Verhaltens und die Gewichtszunahme der Hypophysen bei den nur tagsüber belichteten nicht ein.

#### RÉSUMÉ

Certaines modifications de la fonction génitale de souris soumises à la lumière continue se sont manifestées également chez des souris maintenues à une lumière intense pendant 10 heures par jour seulement. Ce sont:

La dégénérescence de nombreux follicules et ovules dans les ovaires et la descente permanente des testicules. Par contre l'augmentation du poids des hypophyses et le changement dans le comportement psychique des souris maintenues à la lumière continue n'ont pas pu être observés chez les souris soumises à la lumière pendant la journée seulement.

#### SUMMARY

Certain changements of the sexual function of mice kept in continuous light could equally be observed in mice exposed to light 10 hours during the day only, namely:

The ovaries contained numerous degenerating follicles and ova, the males exhibited a continuous descensus of the testes. The augmentation of the weight of the pituitaries and the changements in the behaviour of the animals kept in continuous light were, however, not brought about in animals exposed to light only during the day.

#### LITERATUR

- BLOCH, S. Versuche über den Einfluss von Belichtung und Verdunkelung auf die Genitalfunktion der Maus. *Rev. suisse Zool.* 71: 687-707 (1964).
-

# Zur Theorie der Reversion des Herzschlags bei den Tunikaten

(*Ciona intestinalis* L.)

von

**H. MISLIN**

Institut für Physiologische Zoologie Universität Mainz

Die Entdecker der Schlagumkehr des Herzens bei *Ciona intestinalis* L., KUHLE und VAN HASSELT 1821 nahmen bereits an, dass die Ursache für die Reversionen im Herzschlauch selbst zu suchen sei. Es ist vor allem das Verdienst von E. v. SKRAMLIK (1938) auf das Fehlen einer extracardialen Regulation und das Vorhandensein eines nichtinnervierten myogenen Schrittmachers aufmerksam gemacht zu haben. Seine Erklärung für die Schlagumkehr des Tunikatenherzens hat mit der Vorstellung zweier rivalisierender, periodisch tätiger Automatiezentren an den Herzenden (Zweizentren Theorie) allgemeine Anerkennung gefunden. Einen ausführlichen Überblick über die bisherigen Theorienbildungen gibt B. J. KRIJGSMAN (1956). In zwei kürzlich erschienenen Arbeiten (MISLIN 1964, MISLIN und KRAUSE 1964), die sich mit der elektrischen Aktivität des Herzschlauchs von *Ciona intestinalis* L. befassen, konnte gezeigt werden, dass die von vielen Autoren nachgewiesene diffuse Automatie über das ganze Herz ubiquitär-homogen verteilt ist und dass streng lokalisierbare Automatiezentren an den Herzenden nicht existieren. Gleichzeitig erschien von W. SCHULZE (1964) eine Untersuchung über die Ultrastruktur der *Ciona* Herzwand, die ein einschichtiges Epithel aus echten Epithelmuskelzellen nachweist. Die elektronenmikroskopischen Bilder lassen erkennen, dass die eigentliche quergestreifte myo-

fibrilläre Zone auf das obere Drittel der Epithelmuskelzelle, das der Herzhöhle zugekehrt ist, beschränkt bleibt. Diese Befunde fordern eine neue Theorie über das Phänomen der Reversion des Herzschlags, die sich in erster Linie mit den Erscheinungen der Erregungsbildung, Spontanreize, Erregungsleitung, Refraktärität und Schrittmacherwanderung zu befassen hat.

## EMPIRISCHES MATERIAL

### 1. *Erregungsbildung*

Durchtrennungs- und Ligaturexperimente ergaben, dass isolierte Teilstrücke des Herzschlauchs von *Ciona* eine höhere Eigenfrequenz besitzen können, als Herzenden. In einem Fall betrug die Eigenfrequenz eines isolierten Stückes aus der mittleren Herzregion f/m 36, während das hypobranchiale Herzende f/m 28 und das viscerele Ende f/m 34 zeigte. Frequenzänderungen erfolgen am isolierten Herzschlauch häufig spontan, und zwar sowohl mit Frequenzzunahme, wie Abnahme. Nach Abtrennen eines Herzendes (aktueller Schrittmacher) ist in der Regel das neue Ende Erregungsbildungsort. Spontane Kontraktionswellen können an verschiedenen Stellen des Herzschlauchs ihren Ursprung nehmen, wenn auch meistens die Erregungsimpulse von den Herzenenden ausgehen. Wiederholt konnte beobachtet werden, dass mehrere Kontraktionswellen gleichzeitig über den Herzschlauch laufen. Bei absterbenden Tunikatenherzen kann man regelmässig Erregungswellen verfolgen, die von einem Herzende ihren Ausgang nehmen und an beliebiger Stelle des Herzschlauchs halt machen. Bei kontinuierlichen faradischer Reizung eines Herzens gelingt es, eine auf das gereizte Herzende beschränkte Frequenzerhöhung zu induzieren. Die Erregung muss sich also nicht weiter ausbreiten und kann auf eine Gruppe von Epithelmuskelzellen beschränkt bleiben. Durch starke Induktionsschläge hat KOEHNLEIN (1933) die Schrittmacher in den Herzenden ausgeschaltet und zeigen können, dass dann die mittlere Herzregion die Führung übernimmt. Kleinste Herzfragmente aus der mittleren Herzregion von nur 0,1 mm Kantenlänge, die ca. 100 Epithelmuskelzellen umfassen, zeigen noch regelmässigen und frequenten Puls. Unsere Versuche zeigen, dass die basale Automatie aus zahlreichen gleichwertigen Schrittmacher-



machern besteht und dass die Erregungsbildung offenbar über den ganzen Herzschlauch homogen verteilt ist.

## 2. *Extrasystolie*

Unser Nachweis einer spontanen Aktivierung, vor allem in der mittleren Herzregion bei *Ciona*, charakterisiert durch das Auftreten von relativ häufigen Extrasystolen, die unmittelbar vor der Reversion erscheinen, zeigt ebenfalls, dass die Erregungsbildung nicht auf bestimmte Herzabschnitte, wie die Herzenden beschränkt ist. QUINCKE und STEIN (1932) lösten durch Einzelinduktionsschläge (Schwellenreize) am *Ciona* Herzen Extrasystolen aus, die sich, falls sie die Herzenden trafen, über den ganzen Herzschlauch ausbreiteten. Von SKRAMLIK (1926) reizte bei *Ciona intestinalis* das Herzende ausserhalb seiner refraktären Phase elektrisch und fand, dass jeder wirksame Reiz an einem aktiven Ende zu einer Extrasystole führe, die sich dann über den ganzen Herzschlauch ausbreitet. Nach Ablauf der Extrasystole übernimmt das bisher passive Herzende die Führung. QUINCKE und STEIN haben die Chronaxie des *Cionaherzens* bei der Auslösung von Extrasystolen geprüft und im Anfang einer Schlagperiode eine sehr viel niedrigere Chronaxie als an deren Ende gefunden. Der Befund wurde von v. SKRAMLIK dahin gedeutet, dass das tätige Herzende mit Zunahme der Impulsfrequenz, immer weniger leistungsfähig wird. Auffallend bleibt die ausserordentlich leichte künstliche Auslösung von Extrasystolen für das *Ciona* Herz und die relativ häufige Extrasystolie am spontan schlagenden Herzen.

## 3. *Erregungsleitung*

Über das konduktive System im Herzschlauch von *Ciona intestinalis* besteht noch keine Klarheit. Ein solches wurde von verschiedenen Autoren in der sogenannten «Herzraphe», an welcher der Herzschlauch am Perikard fixiert ist, vermutet. Der Nachweis, dass die Herzwand der Tunikaten aus Epithelmuskelzellen aufgebaut ist, lässt aber daran denken, dass die Strukturen, die der Erregungsleitung von Zelle zu Zelle dienen, im Epithel selber vorhanden sind. Vor allem käme eine Erregungsüberleitung durch die Zellmembran in Frage. In diesem Falle dürfte das konduktive



System im fibrillären Bereich der Epithelmuskelzelle liegen: Nach den bisherigen elektronenmikroskopischen Aufnahmen von SCHULZE bilden die Z-Streifen, die schräg zur Längsachse des Herzschlauchs angeordnet sind, lockere Verbindungen mit der Zellmembran. Aktionsstromableitungen zeigen eine auffallend rasche Erregungsausbreitung in beiden Richtungen. Tritt eine Extrasystole spontan in der mittleren Herzregion auf, so kann sie 0,2-0,3 Sekunden später sowohl am passiven wie aktiven Herzende zu einer Potentialverstärkung führen. Richtungsmässige Unterschiede in der Geschwindigkeit der Erregungsausbreitung bestehen keine. v. SKRAMLIK löste künstlich Extrasystolen in der Umbiegungsstelle des Herzschlauchs aus und beschreibt dabei als Regel die Ausbreitung der Kontraktionswelle in derjenigen Richtung, in der das Herz gerade arbeitet. Das ist natürlich kein Widerspruch zu den Aktionsstrombefunden, sondern muss im Zusammenhang mit der Erregbarkeitsänderung der Epithelmuskelzellen verstanden werden. Weitere Versuche müssen abklären, ob für die Organisation der Herzperistaltik die membranöse Erregungsübertragung von Epithelmuskelzelle zu Epithelmuskelzelle genügt.

#### 4. Refraktärität

Das *Cionaherz* lässt sich nicht leicht tetanisieren. Dies dürfte mit der unterschiedlichen Erregbarkeit der einzelnen Epithelmuskelzellen zusammenhangen und mit den relativ langen Refraktärperioden. Die koordinierte Herzbewegung ist nur möglich, wenn sich die zahlreichen potentiellen Erregungsbildner metachron ordnen. Das geschieht offenbar so, dass die vom aktuellen Schrittmacher, z. B. dem einen Herzende kommende und fortgeleitete Erregung, alle sonst in den Epithelmuskelzellen entstehenden, noch unterschwelligen lokalen Erregungen auslöscht. Stets wird daher von allen Erregungsorten derjenige zum Schrittmacher des Herzschlauchs, der am schnellsten bis zum Schwellenpotential depolarisiert und damit eine fortgeleitete Erregung ausklinken kann. Wenn nun der natürliche Impuls von einem Herzende ausgeht und von Epithelmuskelzelle zu Epithelmuskelzelle weitergeleitet wird bis zum anderen Herzende, so befindet sich dasselbe kurzfristig in der Refraktärphase. Die Erregungswelle beginnt von neuem am anderen, bisher tätigen Herzende, dessen Epithelmuskel-

zellen früher wieder voll erregbar sind. Ausserhalb der Refraktärperiode bleibt die Fähigkeit der Erregungsleitung und der Kontraktilität bestehen, einzig die Schrittmachereigenschaften scheinen Schwankungen unterworfen zu sein.

### 5. *Schrittmacherwanderung*

Der Herzschlauch der Tunikaten, bestehend aus einer Vielzahl gleichwertiger Epithelmuskelzellen ist somit von einheitlicher Struktur, was eine Wanderung des Ursprungortes der Erregung zunächst nicht leicht verstehen lässt. Unsere Aktionsstromableitungen vom *Ciona* Herz ergaben sehr einfache Potentialverhältnisse. Man erhält regelmässig Einzel-Spikes oder Doppel-Spikes, gleichgültig, ob mit den Aspirationselektroden monophasische Potentiale aus kleineren oder grösseren Ansaugpfröpfchen abgeleitet werden. Die Amplituden übersteigen auch bei grösseren Pfröpfstellen nicht  $300\mu\text{V}$ . Es scheint, dass mehrere Erregungen einer Gruppe von Epithelmuskelzellen verschmelzen. Kleinere und grössere Gruppen der Epithelzellen synchronisieren offenbar leicht zusammen und bilden Zellassoziate, die als Schrittmacher tätig werden. Dafür spricht auch die Tatsache, dass an den Herzenden und auch in der mittleren Herzregion spontane, periodische Frequenzänderungen auftreten. Erregungsorte mit dauernd höchster Frequenz (eigentliche Automatiezentren) gibt es am ganzen Herzschlauch nicht und die Erregungsbildungsorte treten füreinander vikarierend ein. Der schnellste potentielle Erregungsbildner löscht andere langsamere und unterschwellige aus und wird dadurch zum eigentlichen Schrittmacher. Die Wanderung der Schrittmacher ist in beiden Richtungen des Herzschlauchs möglich, da jeder Epithelmuskelzelle potentiell die Fähigkeit zur Umkehr der Erregungsleitung innewohnt. Die Herzenden scheinen für die Etablierung des Schrittmachers besonders geeignet zu sein.

### 6. *Reversion des Herzschlags*

Die Schlagumkehr des *Ciona* Herzens tritt auch am völlig isolierten Herzschlauch auf. Ebenfalls an durchtrennten Herzhälften, wie auch an kleineren Herzfragmenten. Wir haben auch gezeigt, dass vor der Reversion keine Herzpausen auftreten müssen. Zudem ist eine Frequenzminderung des aktuellen Schrittmachers

vor einer Reversion nicht die Regel. Bei spontanen Reversionen registrierten wir häufig Extrasystolen, eigentliche Umkehrsystolen. Diese Extrasystolie fiel uns besonders in der mittleren Herzregion auf. Spontane Extrasystolen, mit oder ohne kompensatorische Pausen, können den Reversionen vorausgehen. Bisher konnte aber keine direkte Relation zwischen den spontanen Extrasystolen und der Schlagumkehr des Herzens festgestellt werden. Sicher ist nur, dass die Extrasystolie zu einer Desorganisation des aktuellen Schrittmachers führen kann und damit eine Rhythmus- und Automatiestörung herbeiführt. Es ist interessant, dass eine Schlagumkehr, die durch eine Extrasystolie an einem tätigen Schrittmacher bewirkt wird, nicht regelmässig lange anhalten muss. Viele Extrasystolen führen nur zu einer Reversion, welche nur eine einzige Kontraktionswelle betrifft. v. SKRAMLIK hat beobachtet, dass eine Schlagumkehr, die durch einen Extrareiz an einem tätigen Herzende bewirkt wird, ebenfalls nicht lange andauert. Störungen, die durch solche Extrareize gesetzt werden, sollen jeweils schon nach relativ kurzer Zeit wieder abklingen. Er konnte weiter mit Extrareizen an einem Herzende, das nicht gerade die Führung inne hat, eine antiperistaltische Welle auslösen, die in dem Moment erlosch, wo sie mit derjenigen zusammenstiess, die vom aktuellen Schrittmacher ausging. Das gilt auch für Extrasystolen, die nicht an den Herzenden ausgelöst werden, z. B. an der Umbiegungsstelle, der Herzmitte. Häufig sieht man von diesem Ort eine Welle in der aktuellen Arbeitsrichtung des Herzens laufen. Die Erregungswelle geht jeweils in beiden Richtungen, ob es zu einer Antiperistaltik bzw. Reversion kommt, hängt vor allem von der Phase ab, in welcher derjenige Herzabschnitt sich gerade befindet, der einer spontan oder künstlich erregten Stelle zunächst gelegen ist, und zwar in der herrschenden Schrittmacherrichtung. Befindet sich dieser Herzteil gerade im Zustand der refraktären Phase, so ist eine Antiperistaltik bzw. Reversion nicht möglich. In der Regel wird die Herztätigkeit allerdings durch künstlich gesetzte Extrasystolen an anderer Stelle als an den Herzenden nicht gestört.

#### THEORIE DES MULTIPLLEN SCHRITTMACHERS

Die bisher wahrscheinlichste Reversionstheorie «Zwei-Zentren-Theorie» (E. v. SKRAMLIK) nahm an, dass das hypobranchiale



A-Zentrum mit advisceraler, branchiofugaler Erregungsausbreitung sich zum visceralen B-Zentrum mit abvisceraler, branchiopedaler Erregungsausbreitung in der Frequenz wie 29 : 25 verhalte und dass es, da die advisceralen Pulsserien relativ gering sind, gewöhnlich zu keinem Wettstreit der beiden Endzentren komme. Zu einer solchen kommt es nur dann, wenn die Zahl der Impulse, die vom B-Zentrum ausgehen, zufällig eine Vermehrung erfahren hat. Am Beginn der abvisceralen Pulsationen befindet sich das A-Zentrum noch in der Erholungsphase, ist also in seiner Automatiefähigkeit noch stark vermindert, so dass es vollständig unter der Dominanz des B-Zentrums steht. Bei aufgezwungenem Rhythmus des B-Zentrums ist jedoch der Frequenzunterschied zwischen beiden Zentren viel zu gering, als dass das A-Zentrum aktiv werden könnte, bevor Erregungen des B-Zentrums bei ihm eingetroffen sind. Der basalen Automatie in der mittleren Region des Herzschlauchs mit C-Zentrum bezeichnet, soll keine Bedeutung für die Schlagumkehr zukommen. Diese Zwei-Zentren-Theorie nimmt also an, dass zwei ungleiche, an den Herzenden gelegene und besonders ausgebildete Schrittmacher rivalisieren, indem sie periodisch-rhythmisch tätig sind und dass ein Zentrum die Führung in der Regel jeweils nach Erschöpfung des Gegenzentrums und nach erfolgter Wechselfase übernimmt. Demgegenüber müssen wir feststellen, dass das beobachtete Wechselspiel der beiden Herzhälften zwar sicher mit einer periodisch-rhythmischen Schrittmacheraktivität zusammenhängt, dass dieselbe aber nicht an echte endständige und besonders ausgebildete Automatiezentren gebunden ist. Alle Teile des Herzmuskelschlauchs bzw. alle Epithelmuskelzellen sind gleicherweise mit Automatie ausgestattet und somit zum selbständigen Schlagen befähigt. Ebenso wohnt allen Epithelmuskelzellen potentiell die Fähigkeit zur Umkehr der Erregungsleitung inne. Auf dieser Eigenschaft beruht die Tatsache, dass ein und dieselbe Erregungswelle, nachdem sie in einer Richtung gewandert ist, wendet und in der entgegengesetzten Richtung zum Ausgangspunkt zurückkehrt. Ob nun ein Abschnitt des Herzschlauchs auf den sie bei ihrer Rückkehr trifft, ein zweites Mal aktiviert wird, ist ausschliesslich von den Refraktäritätsbedingungen der Epithelmuskelzellen abhängig. Die Erregungsumkehr hängt, wie wir zeigen konnten, mit einer Reizbildungsstörung zusammen (Automatiestörung). Eine vor der Reversion des Herz-



schlags manifeste Extrasystolie, führt zu Umkehrsystolen resp. Umkehrextrasystolen.

Wenn z.B. ein visceraler Rhythmus manifest wird, die Erregungen in diesem Falle vom visceralen Ende ausgehen und dieser Rhythmus von Extrasystolen die in der mittleren Herzregion auftreten, unterbrochen wird, so kann es zur Umkehr der Erregungsrichtung kommen. Vom Ort der Extrasystole breitet sich die Erregung in beiden Richtungen aus. Die retrograde Erregung trifft z.B. auf die Erregung des aktuellen Schrittmachers auf und beide Erregungswellen können sich auslöschen. Sie kann aber auch in das Gebiet des aktuellen Schrittmachers übertreten und eine Umkehrerregung abgeben, die das Herzende noch refraktär antrifft, so dass es zu keiner Umkehrsystole kommen kann. Die Umkehrerregung hat nur dann eine Chance eine Umkehrsystole auszulösen, wenn sie etwas später in die Epithelmuskelzellen des Herzendes gelangt, die dann bereits wieder erregbar sind. Die Herzenden sind zweifellos prädestinierte Orte der Erregungsbildung und die Erregung kann sich auch von dort aus nur in einer Richtung ausbreiten. Sie wird darum vom nichtrefraktären Herzende leicht an sich gerissen. Versuche mit streng lokalisiert gesetzten künstlichen Extrasystolen sollen die quantitativen Beziehungen zwischen Extrasystolie, Ueberleitungsdistanz und Erregbarkeitsänderungen der Epithelmuskelzellen abklären.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Die Reversion des Herzschlags beim Tunikatenherzschlauch beruht nicht, wie bisher angenommen wurde, auf dem Rivalisieren von zwei besonders ausgebildeten Automatiezentren an den Herzenden, sondern hängt ab von Umkehrextrasystolen die ihr voraus gehen. Die Epithelmuskelzellen der einschichtigen Herzwand sind potentielle Schrittmacher (multipler Schrittmacher) und die Schlagumkehr resultiert aus dem Zusammenspiel von Umkehrerregung, retrograder Erregungsleitung und Refraktärität der Epithelmuskelzellen.

#### SUMMARY

The reversion of the heart beat of the cardiac tube of the tunicates does not depend, as has been assumed up till now, on the rivalry between two specially formed automatic centres at the

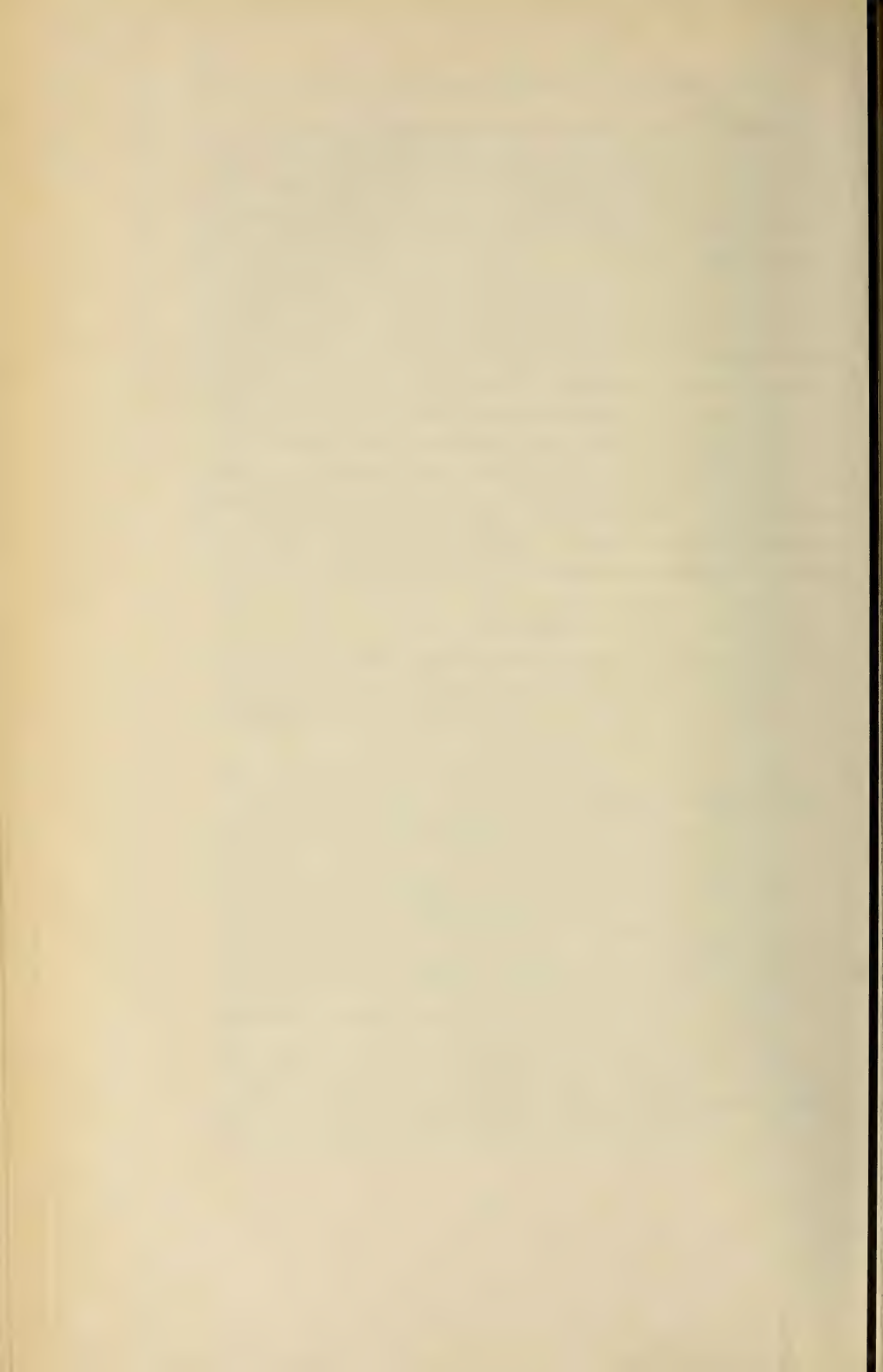
heart ends, but upon extrasystoles by abnormal retrograde conduction which precede it. The epithelial muscle cells of the one-layer thick heart wall are potential pace-makers (multiple pace-makers) and the reversion of the beat results from the interplay of reverse stimulus, retrograde excitation, and refractory period of the epithelial muscle cells.

### RÉSUMÉ

Le renversement du sens des pulsations dans le tube cardio-péricardique des Tuniciers ne résulte pas—comme on l'admettait jusqu'ici—de l'action alternée de deux centres autonomes particuliers, situés aux deux extrémités du cœur, mais de systoles supplémentaires de renversement qui la précèdent. Les cellules musculaires épithéliales de la paroi du cœur, formée d'une seule couche, sont des déclencheurs potentiels de battement (déclencheurs multiples) et le renversement du sens des pulsations est dû au concours de plusieurs facteurs: l'excitation réversée, le flux rétrograde et de la période réfractaire des cellules épithéliales.

### LITERATUR

- KÖHNLEIN, H. 1933. *Über die Herztätigkeit bei Phallusia mammillata*. Cuv. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 13: 144.
- KUHL und VAN HASSELT, 1821. *Uttreksels uit van Kuhl en van Hasselt, aan de Heeren C. T. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan*. Buitenzorg, d. 12.8.1821.
- KRIJGSMAN, B. J. 1956. *Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of tunicates*. Biological Reviews 31: 288-312.
- MISLIN, H. 1964. *Über eine spontane Extrasystolie im Schrittmachersistem des Tunikatenherzens (Ciona intestinalis L.)*. Exper. 20: 227-228.
- und KRAUSE, R. 1964. *Die Schrittmachereigenschaften des Herzschlauchs von Ciona intestinalis L. und ihre Beziehungen zur Reversion des Herzschlags*. Rev. suisse Zool. 71: 610-626.
- SCHULZE, W. 1964. *Zur Ultrastruktur des Herzschlauchs von Ciona intestinalis L.* Exper. 20: 265-266.
- SKRAMLIK, E. 1926. *Über die Ursache der Schlagumkehr des Tunikatenherzens*. R. vergl. Physiologie 4: 607.
- 1938. *Über den Kreislauf bei niedersten Chordaten*. Ergebnisse der Biologie 15: 218-300 (1938).
- QUINCKE, H. und STEIN, J. 1932. *Über die Erregbarkeit des Ciona-Herzens*. Pflügers Arch. 230: 344.



# A new genus of platyrhacid millipeds from the Lesser Sunda Islands, Indonesia<sup>1</sup>

by

**Richard L. HOFFMAN**

Radford College, Radford, Virginia

With 5 text-figures.

The family *Platyrhacidae* is unusual among the ranks of tropical diplopods for the fact that, as long ago as 1898, names had been already proposed for the great majority of the genera that we can recognize as valid using modern criteria. Particularly in the Indo-australian region, species of this family are quite variable in non-sexual characters, and many of the early generic names were based upon single, disjunct forms without consideration of the genitalic characters. The result is that at the present, there are far more names than valid genera, owing largely to the energetic work of O. F. COOK (1896a, b), who set up 21 names. F. SILVESTRI (1896), who proposed 3 names, and R. I. Pocock (1897), the author of 7 others.

Subsequent to this active initial period of denomination, most of the work with platyrhacids was done by the Count von ATTEMS, whose approach to classification was a notably conservative one. His large monograph of 1898-99 reduced all of the existing names to synonyms of *Platyrhacus*, setting a precedent which was followed by the majority of later workers. Although ATTEMS based his classification upon gonopod characters almost exclusively, he did not in

---

<sup>1</sup> A contribution from studies supported by a grant (G-21519) from the National Science Foundation, Washington, D. C.



many cases achieve correct homologization of various structures, and in any event his "key characters" were often artificially constructed and cut across groupings of species made on the basis of overall similarity of appearance.

At the present time, a reorganization of the platyrhacid species is in progress, in which species groups are being worked out on the basis of comparative morphology and geographic distribution. These groups, which are provisionally regarded as genera for the sake of convenience, have so far contained at least one species upon which a generic name has already been based. During the summer of 1964, however, I was able to study the type series of two species which, although described in "*Platyrhacus*" are so unusual in gonopod structure that they must be accounted as representing a previously unrecognized generic group. Restricted to the Lesser Sunda Islands, these species escaped the attention of early collectors and so were unknown to COOK, POCKOCK, and SILVESTRI, any of whom would have provided them with a generic name.

I wish to express my appreciation to Dr. H. Gisin of the Muséum d'Histoire naturelle, Genève, and to Dr. Otto Kraus, Senckenbergischen Naturforschende Gesellschaft, Frankfurt, for the opportunity of studying the type series of the species in collections under their care.

### **Sundarhacus, new genus**

Type species: *Platyrhacus fecundus* Carl, 1912. The genus also includes the putative "subspecies" *Platyrhacus fecundus sterilis* Attems, 1930.

Diagnosis: A genus of small, dark-colored platyrhacids with narrow, depressed paranota and convex middorsum; metatergites evenly granular with at least evident transverse series of larger tubercles; lateral edges of paranota with 4-6 rounded tubercles, usually notched or incised between the 2nd and 3rd; ozopores small, located close to the edge.

Gonopods short, robust, curved cephalodorsad and parallel to each other, prefemora with enormously enlarged, laminate macrosetae (fig. 2) on the ventrolateral side; telopodite rotated somewhat laterally, displacing the seminal groove to a lateral position in its distal half; end of gonopod enlarged, subtriangular in appearance,

the acute apex directed toward the coxa or base of tibiotarsus; a large, sinuously curved flattened solenomerite is present, paralleling the tibiotarsal end in one species, divergent from it in the other. Coxae with several long, distally penicillate macrosetae on the dorsal side.

Range: Known so far only from the Lesser Sunda Islands of Lombok, Sumbawa, and Flores.

Species: Two. One of these was originally described as a subspecies of the other by the conservative ATTEMS, but a close comparison of the gonopod structure reveals basic differences that are surely of specific importance.

The affinities of the two species of *Sundarhacus* with other Asiatic platyrhacids are at the present entirely obscure. In body form they are not appreciably different from many small species in the "*Zodesmus*" Group. If the telopodite of the gonopod were to be shortened and straightened out, the effect, particularly in *S. sterilis* would be reminiscent of the form characteristic of the Neotropical genus *Psammodesmus*, in which the seminal groove runs up the dorsal side of the telopodite and on to the solenomerite which projects in a direction away from the coxa. But in their actual form, the gonopods in *Sundarhacus* are entirely different from any existing type known to me in the family. In particular, the enormously enlarged prefemoral macrosetae appear to be unique and diagnostic for the genus.

ATTEMS (1932) placed both *fecundus* and *sterilis* in a new subgenus *Ozorhacus* along with eight other species (of which *Platyrhacus katantes* Attems, 1899, was designated as type). It is immediately apparent that "*Ozorhacus*" is a very heterogeneous melange, its components actually referable to at least three different genera.<sup>1</sup> Whether or not *katantes* represents a generic type for which an old name is already available, it is certainly not congeneric with the two species *fecundus* and *sterilis*.

---

<sup>1</sup> Of the originally included species placed in *Ozorhacus* by ATTEMS, I have already allocated *sarasinorum*, *tetanotropis*, and *postumus* to the Celebesian genus *Erythrachus*. Resolution of the East Indian platyrhacid genera is still a long way off, yet I can now observe that, of the other *Ozorhacus* species, *amblyodon* appears to fit into *Zodesmus*; *mortoni* into *Eurydirorhachis*; and *arietis* probably also goes into *Erythrachus*. *P. (O.) celebs* is obviously a member of the dominant Sumatran genus for which the oldest name is either *Acisternum* Silv. or *Odontodesmus* Saussure.

**Sundarhacus fecundus (Carl), new combination**

*Platyrrhacus fecundus* Carl, 1912, Zool. Jahrb., Abt. Syst., vol. 32, p. 164, pl. 1, fig. 7 (Sadjang, Lombok; Elbert, leg. Syntypes, Mus. Genève, a lectotype was designated by me in July, 1964).

*Platyrrhacus fecundus*: Attems, 1930, Mitt. Zool. Mus. Berlin, vol. 16, p. 132, figs. 17, 18 (Swela, Luatallu, and Sembalœn, Lombok; and Batœ Doelang, Sumbawa).

*Platyrrhacus (Ozorhacus) fecundus*: Attems, 1938, Das Tierreich, lief. 68, p. 255, fig. 284.

Diagnosis: Easily distinguished from *S. sterilis* by the moderately curved telopodite with smaller and simpler terminations, by the much heavier prefemoral macrosetae, and other qualitative gonopod characters apparent in the illustrations.

Description (♂ lectoparatype from Sadjang): A small, slender, dorsally convex platyrrhacid with narrow and depressed paranota. Color of metatergites, head, antennae, and legs light brown (a darker effect is caused by adherent dirt particles); prozonites almost completely whitish-gray.

Length approximately 38 mm., greatest width 5.6 mm., W/L ratio 17.7%. Body essentially parallel-sided over most of its length. widths of selected segments as follows:

2nd—5.6 mm	12th—5.5 mm
4th—5.5	14th—5.4
6th—5.5	16th—5.3
10th—5.6	18th—4.6

Head uniformly granular; subantennal swellings inconspicuous; genae not margined laterally. Interantennal isthmus narrow, only slightly wider than length of 1st antennomere. Median and dorsal edges of antennal sockets elevated. Antennae rather short (4.4 mm) and slender, extending back to posterior edge of 2nd paranota. Antennal articles 1-6 similar in size and shape except that 6th is slightly longer; none are obviously constricted at base nor clavate distally; 7th article abruptly narrower than 6th, subconical in shape, with four small sensory cones.

Collum transversely elongate-hexagonal, about as wide as head, its lateral ends symmetrically narrowed, acutely angular. Surface



flat, evenly and densely granular, with an anterior submarginal transverse row of 8-10 enlarged tubercules, followed by a very faintly impressed smooth area.

Paranota of anterior segments strongly depressed, continuing slope of middorsum, those of segment 2 extending ventrad well below level of those of collum and segment 3. Paranota of segments 2-18 essentially transverse; the lateral ends rounded on segments 2 and 3; the anterior corners rectangular on segments 3-14, posterior corners rectangular on segments 3-5, thereafter becoming slightly more acute and produced caudally back to segment 19. Paranota short and narrow, less than half the metazonite diameter, and widely separated from those of adjoining segments. Lateral edges chiefly with four rounded marginal tubercules, and notched or incised between the 2nd and 3rd; peritreme small, inconspicuous, located usually on the base of the 3rd lateral tubercule and facing dorso-laterally.

Dorsal surface of metazonites densely and evenly granular, the granules largest on paranotal surface; on posterior segments there is some development of three transverse rows of tubercules of which only the posterior submarginal becomes distinct and prominent. Surface of prozonites dull, densely and minutely punctate and roughened.

Stricture distinct entirely around segments, becoming most prominent ventrally, partly overhung by the subcoxal area of the podosterna. Latter abruptly elevated, the surface glabrous, not produced into subcoxal spines. Anterior stigmata prominent and elevated, overlapping on to the dorsal coxal condyles and projecting laterally; posterior stigmata crowded forward and in contact with anterior above the anterior coxal socket, set a little higher up on the sides and not quite so sharply elevated above segmental surface than are the anterior stigmata. Sides of metazonites smooth and unmodified except for a few very flat scattered tubercules, and a small cluster of more acute tubercules just above base of posterior legs.

Legs long (4.9 mm), most of femur visible beyond paranota when extended and seen in dorsal aspect. Length order of podomeres:  $3 > 6 > 2 = 5 = 4 = 1$ . Coxae virtually glabrous, prefemora with a few scattered short setae and a long slender macroseta at the ventral distal end; remaining podomeres becoming increasingly



setose, hairs on ventral surfaces somewhat longer than the others. Tarsal claw short, nearly straight, unmodified.

Epiproct broad and spatulate, its lateral edges slightly divergent at the base, then converging distally in a semicircular outline; upper surface sparsely granulate with two prominent setiferous subterminal tubercles. Paraprocts slightly tuberculate, the



FIG. 1-3.

Genus *Sundarhacus*. Male gonopods.

FIG. 1: *S. fecundus* (Carl), left gonopod of paratype, mesial aspect. — FIG. 2: *S. fecundus*, lateral aspect of base of prefemur of left gonopod, showing correct proportions of enlarged macrosetae. — FIG. 3: *S. sterilis* (Attems), mesial aspect of left gonopod of holotype. Fig. 1 and 3 drawn to same scale, Fig. 2 considerably more enlarged.

median rims thickened and polished, becoming broader dorsally; discal setiferous tubercule located at about midlength of paraproct, in contact with the median rim. Hypoproct slightly wider than long, subtrapezoidal in outline, its basal edge overlapping segment 19 at the midventral line, distally with two large paramedian setiferous tubercules which do not exceed the distal edge.

Anterior legs smaller and shorter immediately behind the head, but otherwise unmodified. Sterna of anterior segments without paramedian processes, the sternum of segment 6 broadened and excavated to accommodate the gonopods.

Gonopods of the form shown in figures 1, 2, and 4. In situ, the two gonopods extend forward parallel to each other, curving dorsally in contact with sternum of segment 6. Coxae relatively large, connected only by membrane, largest about at midlength, narrowing distally. Dorsal side with two elongated, distally lacinate setae. Prefemora massive, lying in same axis with coxa, invested on the ventral and lateral sides with stout macrosetae, some of which are enormously enlarged, plectriform (fig. 2) and distally fringed. Femoral region set at nearly a right angle to prefemur, merging imperceptibly into tibiotarsus with no indication of segmentation. Telopodite curved dorsad and somewhat twisted laterally, the seminal groove beginning at base of prefemur on medial side, thence displaced to the lateral side particularly by torsion of the distal fourth of the appendage. Median edge of telopodite with an acute retrorse marginal dentation. Gonopod terminating with an enlarged subtriangular tibiotarsus, its apex pointing dorsally toward middle of coxa, and a prominent, medially-placed "L" shaped solenomerite. A smaller, acutely triangular lobe occurs at base of solenomerite on the lateral side.

Distribution: This species is so far known only from the adjacent islands of Lombok and Sumbawa. ATTEMS' (1930) illustration of the gonopod of a Sumbawa specimen suggests differences perhaps of subspecific nature from the typical Lombok configuration.

### ***Sundarhacus sterilis* (Attems), new combination**

*Platyrhacus fecundus sterilis* Attems, 1930, Mitt. Zool. Mus. Berlin, vol. 16, p. 133, figs. 19, 20 (Rana Mese, Flores; Rensch, leg. ♂ holotype, Mus. Senckenberg 831).

*Platyrrhacus (Ozorhacus) fecundus sterilis*: Attems, 1938, Das Tierreich, lief. 69, p. 256, fig. 285.

Diagnosis: Structurally similar to *S. fecundus*, except lateral edges of paranota with 5-6 tubercules instead of four; ozopores

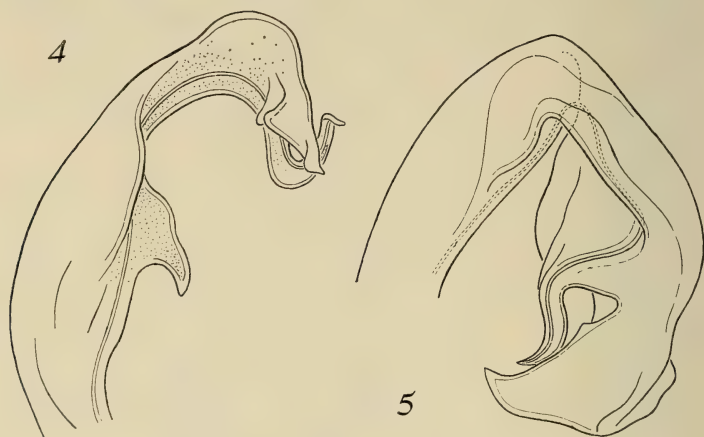


FIG. 4, 5.

Genus *Sundarhacus*. Male gonopods.

FIG. 4: *S. fecundus* (Carl), lateral aspect of distal half of telopodite of left gonopod, paratype. — FIG. 5: *S. sterilis* (Attems), same, from holotype.

removed from edge by a distance about equal to one diameter; and metatergites with three distinct transverse series of enlarged tubercles on most segments. Gonopods differing in several important details: the prefemoral macrosetae are not so thick and are not distally penicillate, the medial edge of the telopodite is less twisted laterally and is not produced into an acute spine, and the distal half of the appendage is abruptly, geniculately recurved back toward the coxa. There is a prominent lobe at base of solenomerite, but it is located on the median instead of the lateral side as in *fecundus*.

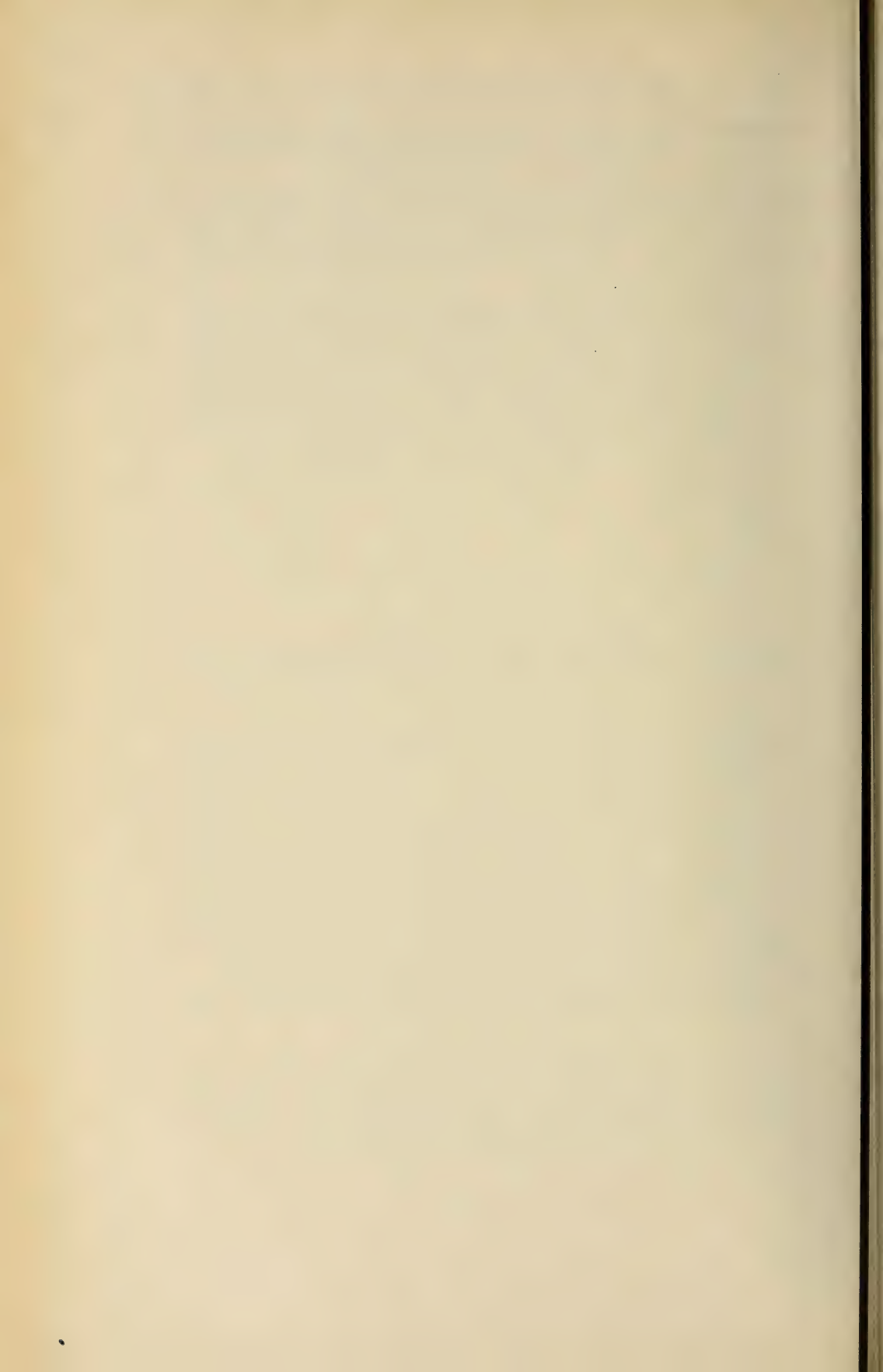
Distribution: This species is apparently known so far only from the unique holotype, collected on the western end of Flores.

#### LITERATURE CITED

- ATTEMS, C. 1930. *Myriopoden der Kleinen Sunda-Inseln, gesammelt von der Expedition Dr. Rensch*. Mitt. Zool. Mus. Berlin, vol. 16, pp. 117-184, fig. 1-100.

- ATTEMS, C. 1938. *Myriapoda 3. Polydesmoidea II. Fam. Leptodesmidae, Platyrrhachidae, Oxydesmidae, Gomphodesmidae*. Das Tierreich, lief. 69, pp. 1-487, fig. 1-509.
- CARL, J. 1912. *Die Diplopoden-Ausbeute der Sunda-Expedition des Frankfurter Vereins für Geographie auf Lombok*. Zool. Jahrb. Abt. Syst., vol. 32, pp. 163-171, pl. 1, fig. 1-7.
- COOK, O. F. 1896. *A synopsis of Malayan Platyrrhacidae*. Brandtia, no. 1, pp. 1-4.
- 1896. *New American Platyrrhacidae*. Brandtia, no. 12, pp. 51-54.
- POCOCK, R. I. 1897. *New genera and species of millipeds of the family Platyrrhachidae from the Indo- and Austro-Malayan sub-region contained in the collection of the British Museum*. Ann. and Mag. Nat. Hist., ser. 6, vol. 20, pp. 427-446.
- SILVESTRI, F. 1896. *I Diplopodi. Parte I, Sistematica*. Ann. Mus. civ. stor. nat. Genova, vol. 36, pp. 122-254.
-





# Die Kormentektonik der Plumulariiden

(*Coelenterata, Hydrozoa*)

von

**D. Adrian von SCHENCK**

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 35 Text-Abbildungen, und 5 Tafeln, wovon 1 dreifarbig ausser Text.

## INHALTSVERZEICHNIS

*Vorbemerkungen* . . . . . 888

### DIE TEKTONISCHEN GRUNDELEMENTE

*Einleitung* . . . . . 891

#### *Die Zoide*

Einleitung . . . . . 891

Das Gastrozoid, der Hydranth, die Hydrothek . . . . . 891

Das Machozoid, die Nematophore, die Nematothek . . . . . 892

Das Gonozoid, die Gonophore, die Gonotheke . . . . . 892

#### *Die Sprossachsen*

Einleitung . . . . . 892

Das Stolon . . . . . 893

Die Kormidiumsprossachse oder die kormidiale Sprossachse . . . . . 893

#### *Die Kormidien*

Das (gewöhnliche, sterile) Kormidium . . . . . 894

Das Gonokormidium . . . . . 896

DIE KORMENBILDUNG . . . . .	897
DIE KORMENBILDUNG ENTLANG KORMIDIALEN SPROSSACHSEN — DIE KORMIDIALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE	
<i>Einleitung</i> . . . . .	900
<i>Das Primärmonopodium</i> . . . . .	900
<i>Aus Primärmonopodien zusammengesetzte Kormuskomplexe</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	904
Die (echte) Dichotomie von Primärmonopodien — die Isodichotomie . . . . .	905
Die versale Proliferation an Primärmonopodien . . . . .	905
Die laterale Proliferation an Primärmonopodien . . . . .	906
Die frontale Proliferation an Primärmonopodien . . . . .	907
<i>Die aus umgebauten oder aus Teilen von umgebauten Primär-         monopodien gebildeten Sprossachsen — die Rhachis, die         Pseudorhachis</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	908
Die Pseudorhachisbildung in versal verzweigten Kormus- komplexen . . . . .	909
Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen lateral verzweigter Komplexe . . . . .	912
Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen frontal verzweigter Komplexe . . . . .	915
<i>Diplorhachis und Polyrhachis</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	916
Die Diplorhachis — die Kryptodichotomie der Rhachis	916
Die Polyrhachis — die intrapodiale Ramifikation — die Kladienwirtelbildung . . . . .	918
<i>Die monosiphonen Kormoide</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	920
Der kormogenetische Komplexitätsgradient der mono- siphonen Kormoide . . . . .	920
Die genetische Festgelegtheit der Tektonik monosiphoner Kormoide . . . . .	921
Versuch zur Darstellung einer phylogenetischen Ableit- barkeit der Tektonik monosiphoner Kormoide . . . . .	927
<i>Die Subkomplexe</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	928
Die Parakladien . . . . .	928
Die Pararami — die Pararhachis. . . . .	929
Die Metakladien . . . . .	929

*Die accessorischen Sexualorgane der Statopleinae*

Einleitung . . . . .	932
Die Ausbildungsformen der accessorischen Sexualorgane und Versuch zur Darstellung ihrer phylogenetischen Ableitbarkeit . . . . .	932
Der morphologische Manifestationswert der accessorischen Sexualorgane . . . . .	942
Über die Funktion der accessorischen Sexualorgane . .	944

DIE KORMENBILDUNG ENTLANG STOLONALEN SPROSSACHSEN —  
DIE STOLONALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

<i>Einleitung</i> . . . . .	945
<i>Primärstolone</i> . . . . .	946
<i>Echte stolonale Sprossachsen</i> . . . . .	946
<i>Die Stolonsysteme</i> . . . . .	947
<i>Die Integration der Stolonsysteme</i> . . . . .	949
<i>Die stolonalen Spezialorgane</i>	
Stolonale Spezialorgane mit multiplikativer Funktion- Apicalstolone . . . . .	951
Stolonale Spezialorgane ohne multiplikative Funktion	953

DIE POLYSIPHONEN KORMUSKOMPLEXE — DIE VERTIKALEN  
STOLONSYSTEME

<i>Einleitung</i> . . . . .	954
<i>Die Möglichkeiten zur Bildung von polysiphonen Sprossachsen</i>	
Rein stolonale polysiphone Sprossachsen . . . . .	955
Rein kormidiale polysiphone Sprossachsen. . . . .	955
Kormidial-stolonale kombinierte polysiphone Sprossachsen	956
<i>Die Verzweigungen (Ramifikationen) polysiphoner Sprossachsen</i>	
Die unechte Ramifikation rein stolonaler polysiphoner Sprossachsen — die Pseudoramifikation . . . . .	956
Die stolonogene Ramifikation polysiphoner Sprossachsen	956
Die kormidiale Ramifikation polysiphoner Sprossachsen	957
Die stolonale-dichotome Ramifikation polysiphoner Spross- achsen . . . . .	958
<i>Die integrativen Leistungen in polysiphonen Kormoiden</i>	
Das Anlegen von Ramifikationsmustern . . . . .	958
Die Ausbildung von Umrissmustern des Kormoids . .	959



Die Ausbildung von Verteilungsmustern der Sexualorgane	959
Die Verschmelzung von primär getrennten Strukturen. .	960

#### KORMOGENETISCHE GESETZMÄSSIGKEITEN UND REGELN FÜR DIE PLUMULARIIDEN

<i>Einleitung</i> . . . . .	961
<i>Die primäre Kormenbildung</i> . . . . .	962
<i>Autonomieverlagerung und Fraktionierung in der Kormogenese</i>	963
<i>Wachstum und Alter der Kormen</i> . . . . .	971
<i>Die Veränderlichkeit in der Kormogenese und die Relation zwischen ontogenetischen und phylogenetischen Veränderungen</i>	
<i>Einleitung</i> . . . . .	974
Arten der Veränderlichkeit: Quantitative Veränderungen, Änderungen der relativen Lage, qualitative Veränderungen . . . . .	975
Die Veränderungen in der Kormoontogenese . . . . .	979
Die Veränderungen in der Kormophylogenese . . . . .	980
Die Relation zwischen ontogenetischen und phylogenetischen Veränderungen . . . . .	981
<i>Homologie und Analogie</i> . . . . .	983

ZUR VERGLEICHENDEN TEKTONIK VON KORMEN UND IHRER ALLGEMEINEN BIOLOGISCHEN BEDEUTUNG . . . . .	989
<i>Zusammenfassung</i> . . . . .	993
<i>Résumé français</i> . . . . .	994
<i>English Summary</i> . . . . .	996
<i>Erklärungen zu den Textabbildungen</i> . . . . .	997
<i>Vocabularium und Register</i> . . . . .	998
<i>Bibliographie</i> . . . . .	1016

#### VORBEMERKUNGEN

Wer sich heute in die Gruppe der Plumulariiden einarbeiten will, stösst recht bald auf erhebliche Schwierigkeiten.

Die *Plumulariiden* sind ausser den *Siphonophoren* und vielleicht den *Bryozoen* die tektonisch wohl am kompliziertesten aufgebauten

kormalen Tiere. Die kormale Komplexität und Differenziertheit erreicht in dieser Tiergruppe mehrmals Stufen, wo kormale Komplexe (als Ganzes) zu autonomen Gebilden höherer Ordnung integriert sind.

Der Begriff Kormus steht in dieser Arbeit immer für „Kolonie“, weil mit Kolonie auch Tierverbände bezeichnet werden, die auf sozialen Verhaltensweisen von Individuen beruhen. Kormus entspricht dem deutschen Wort „Tierstock“.

Da die zoologische Morphologie und Systematik ihre Begriffe vor allem für Tiere schuf, die eine abgrenzbare sogenannte „Individualität“ oder einen sogenannten „Personenwert“ besitzen, sind die Kategorien und Wörter, die für Kormentiere gebraucht werden oft hilflos und inadaequat.

Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, dass die älteren Systematiker — es gibt keine grösseren neuen Arbeiten über diese Gruppe — sich darauf beschränkten, ein Inventar der Arten aufzustellen. Auf die wirklichen tektonischen Verhältnisse, die Kormogenese usw. wurde nur am Rande eingegangen, die verfügbaren Abbildungen und Beschreibungen sind fast immer mangelhaft und reichen für eine Abklärung des kormalen Aufbaus und der Verwandtschafts- und Homologieverhältnisse innerhalb der Familie nicht aus. Eine Arbeit, die diese Familie zum Gegenstand hat, wird heute weitgehend durch die Situation bestimmt, dass es gilt, Begriffe und Homologiebeziehungen zu klären, neue Wörter einzuführen, neue Anschauungen zu schaffen oder schon bestehende einer Revision zu unterziehen<sup>1</sup>.

Den eigentlichen Anstoss für eine solche Klärung, wie sie hier versucht wird, gab meine Untersuchung über eine *Aglaophenia*-Art (*Agla. harpago*, mihi), als ich merkte, dass keine Begriffe zur Verfügung standen, und ich deshalb gezwungen war, vergleichend morphologisch zu arbeiten. Sie ist also gleichsam ein Nebenprodukt jener Arbeit, aber auch die Voraussetzung für deren Abschluss. Sie will nicht ein fertiges System der Plumulariidentektonik liefern; sie ist nur eine Skizze, dazu bestimmt, Probleme, die seit rund fünfzig Jahren kaum mehr zur Sprache gekommen

---

<sup>1</sup> Dabei werden in dieser Arbeit verwendete Wörter und Begriffe, die nicht ohne weiteres verständlich sind, bei ihrem ersten Vorkommen im Text erklärt oder im angefügten Vocabularium pp. 998 ff. kurz definiert.

sind, erneut zur Diskussion zu stellen. Sie wird daher mehr Fragen aufwerfen als Antworten geben.

Der Arbeit liegen vergleichend-tektonische Studien zugrunde, die ich an Material der Museen von Genf (Collection BEDOT) und München (Collection STECHOW) angestellt habe, viele Hinweise und Fakten habe ich durch eigene Sammeltätigkeit, Aufzuchten, Beobachtungen an lebendigem Material erhalten, diese Untersuchungen habe ich während längeren Aufenthalten in Neapel gemacht.

Da die Systematik der Familie der *Plumulariiden* im ganzen stark revisionsbedürftig ist, und vor allem die Genusnamen, wie sie bis heute gebraucht werden noch nicht als endgültig und verbindlich gelten können, sind viele der in dieser Arbeit vorkommenden Namen als provisorisch zu betrachten, weil eine Revision der Systematik in dieser Arbeit nicht versucht wird. Es wird deshalb bei jedem vorkommenden Beispiel entweder der Literaturnachweis oder der Nachweis der Sammlung und des Bestimmers geführt, um den angewendeten Namen zu begründen; es kann dabei vorkommen, dass ich Namen gegen meine eigene Überzeugung gebrauche.

Diese Arbeit wurde durch die unermüdliche ideelle und materielle Hilfe und Unterstützung durch meinen Lehrer Professor A. Portmann ermöglicht. Besonderen Dank bin ich auch Frau Dr. A. Voss-Brinckmann schuldig, welche mich in die Gruppe der Hydroiden eingeführt hat und mich zu einer ersten Problemstellung: "Die Morphogenese und Homologie der *Corbula* von *Aglaophenia*" angeregt hat. Zu weiterem Dank bin ich der zoologischen Station Neapel verpflichtet für die ausgezeichneten dortigen Arbeitsmöglichkeiten, den Museen Genf und München für die sehr entgegenkommende Art und Weise, wie mir die Benützung der Sammlungen gestattet und erleichtert wurde. Für Diskussionen und Anregungen danke ich (neben vielen anderen) Nicolas Cornaz, Dr. Pierre Tardent, Dr. Kurt Beth, Dr. Maxwell Braverman, Dr. Jean Bouillon und dem bei der Ausübung seines Berufes ertrunkenen Gerd Theimer. Christina Schäublin hat die Abbildungen und Tafeln dieser Arbeit ins Reine gezeichnet.

Vom St. Albanstift Basel und von der Basler Stiftung für biologische Forschung wurde ich finanziell unterstützt, wodurch meine Aufenthalte in Neapel, München und Genf möglich wurden.

## DIE TEKTONISCHEN GRUNDELEMENTE

### EINLEITUNG

Die im Folgenden aufgezählten tektonischen Grundeinheiten sind die Elemente, aus denen sich jede kormale Struktur oder jeder kormale Komplex bei *Plumulariiden* aufbaut. Alle bei dieser Gruppe (*Plumulariiden*) auftretenden Strukturen und Komplexe lassen sich ontogenetisch oder phylogenetisch auf diese Grundelemente zurückführen, sind also untereinander und mit diesen zu homologisieren. Eine Homologisierung der Grundeinheiten untereinander oder auseinander wird hier nur versucht und nicht ausführlich begründet. Auf die feinere Morphologie der Grundelemente wird in dieser Arbeit nicht eingegangen.

### DIE ZOIDE

#### EINLEITUNG

Der Begriff Zoid muss in Zukunft für die Begriffe Individuum und Person stehen, wie sie die älteren Autoren brauchten. Diese beiden Begriffe sind für alle Kormentiere von komplexer Integriertheit, bei Formen also, bei denen im Laufe der Evolution die Autonomie<sup>1</sup> von niederen kormalen Einheiten<sup>1</sup> an höhere übergegangen ist, völlig unhaltbar und für kormale Organismen überhaupt abzulehnen.

#### DAS GASTROZOID — DER HYDRANTH — DIE HYDROTHEK

Der Hydranth ist die (phylogenetisch gesehen) wahrscheinlich ursprünglichste Struktur der Hydroiden und unschwer mit sämtlichen Polypen aller Cnidaria in Homologie zu bringen. Der Teil des Exoskeletts (Periderms), der den Hydranthen aufnimmt, heisst Hydrothek; der Ausdruck Hydrothek wird in dieser Arbeit für das ganze Gebilde (Hydranth + Hydrothek) verwendet werden, da bei einer solchen vergleichend-tektonischen

<sup>1</sup> Die Begriffe Autonomie und kormale Einheit werden auf den Seiten 897-99 und 962-66 eingeführt.



Arbeit die Betrachtung des Hydranthen selbst nicht notwendig ist und im Museumsmaterial ohnehin oft nur das Periderm erhalten ist. Als Symbol in Schemaskizzen wird im Folgenden für die Hydrothek  $\nabla$  verwendet, als Abkürzung im Text und in Bildlegenden Hth.

#### DAS MACHOZOID — DIE NEMATOPHORE — DIE NEMATOTHEK

Auf drei Arten wurde eine Homologisierung der Nematophoren versucht: nach einer ersten Auffassung (WEISSMANN, KÜHN u.a.) sind die Nematophoren umgebildeten Hth. homolog zu setzen. Nach einer zweiten Auffassung (siehe dazu NUTTING 1900, p. 29) sind sie die phylogenetischen Vorläufer der Hth.

Nach einer dritten Auffassung (JICKELI, DRIESCH) sind sie lediglich Tentakeln der Hth. homolog.

Die erste Auffassung gilt als die wahrscheinlichste. Unsere Arbeit hier will aber nicht Stellung nehmen zu dieser Frage, besonders auch deshalb nicht, weil nicht einmal die Homologie der verschiedenen Nematophoren untereinander gewiss ist.

Auch für die Nematophoren wird in dieser Arbeit meist der Ausdruck Nematotheken (das sind die Exoskelette der Nematophoren) als Textabkürzung: Nth. stehen <sup>1</sup>.

#### DAS GONOZOID — DIE GONOPHORE — DIE GONOTHEK

Die Homologie und Gestalt der Gonophore, ihre onto- und phylogenetische Entstehung und ihre morphologische Wertigkeit wird in dieser Arbeit völlig ausser acht gelassen. Hier interessiert nur ihre Lagebeziehung zu den anderen Teilen des Kormus, also ihre Verteilung im Kormus. Auch hier wird als „pars pro toto — Begriff“ das Wort Gonothek (Textabkürzung Gth.) verwendet.

### DIE SPROSSACHSEN

#### EINLEITUNG

Unter Sprossachsen seien abstrakt Linien verstanden, denen entlang sich die Kormenbildungspotenzen auswirken, oder konkret

<sup>1</sup> Alle in dieser Arbeit verwendeten Abkürzungen sowie die Bedeutung der Symbole in den Schemaskizzen sind auf den Seiten 997/8 vor dem Vocabularium zusammengestellt.

Strukturen, welche serial weitere Strukturen hervorbringen. Einer Sprossachse entlang folgen sich entweder Zoide (resp. Kormidien, p. 894) oder andere von der ersten abzweigende Sprossachsen. Solitäre Cnidaria besitzen also keine Sprossachsen, wie sie hier verstanden sein wollen.

Wir nehmen die Elementarsprossachsen als für die Plumulariidentektonik gegebene Grundelemente; dabei sind wir uns aber bewusst, dass sie vielleicht aus Elementen niederer Ordnung oder aus Teilen von Elementen niederer Ordnung zusammengesetzt sein können.

### DAS STOLON

Das Stolon ist primär ein asexuelles Propagationsorgan des Hydranthen und auf kein anderes Element rückführbar. Es ist die Sprossachse, der entlang sich ursprünglich (auf einer prae-plumulariiden Stufe) die Proliferation autonomer, auf einem Substrat fixierter Hydranthen (Autozoide) abspielte.

### DIE KORMIDIUMSPROSSACHSE ODER DIE KORMIDIALE SPROSSACHSE

Als Kormidiumsprossachse wird die vom Stolon primär abgehende Sprossachse bezeichnet, entlang welcher sich die bereits

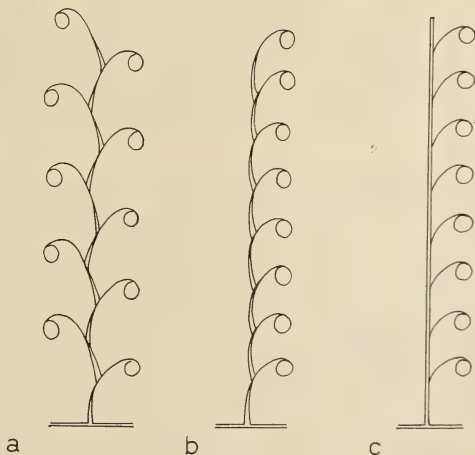


ABB. 1.

Möglicher Aufbau von kormidialen Sprossachsen. a) Fächelsympodium, b) Sichelsympodium, c) Monopodium.

spezialisierten Zoide in einer bestimmten Gruppierung anordnen respektive proliferieren. Sie ist bestimmt eine abgeleitete, vielleicht sogar eine zusammengesetzte Einheit. Zur Erklärung ihrer Entstehung sind folgende Hypothesen möglich:

1. Sie ist eine (aniso-dichotome) Abzweigung des Stolons, also ein Sekundärstolon und deshalb ein echtes Monopodium.
2. Sie ist aus den Basalteilen der Kaulome (Stiele) der sympodial auseinander proliferierenden Einzelzoide zusammengesetzt und deshalb ein aus einem Sichelsympodium abgeleitetes Pseudomonopodium.

## DIE KORMIDIEN

### DAS GEWÖHNLICHE, STERILE KORMIDIUM

Wir haben eben die Kormidiumssprossachse definiert, ohne das Kormidium selbst genannt zu haben. Das sei hier nachgeholt.

Das Kormidium umfasst immer eine Hth., um welche sich in art- und alterstypischer <sup>1</sup> Weise null bis dreizehn Nth. entlang der Kormidiumssprossachse gruppieren. Die Zoide eines Kormidiums (Hth. und Nth.) sitzen alle auf einer Seite der Kormidiumssprossachse. Wir nennen diese Seite die frontale, die Gegenseite die versale und die beiden übrigen Seiten die lateralen. Autonome Kormidien sind bis jetzt nur als Kormoontogenesestadien bekannt (vgl. p. 946 und 979), die Kormidien aller bekannten ausgewachsenen Plumulariidenformen sind hingegen bloss Organe oder Teile von Organen.

Hydrotheken sind immer in Kormidien integriert. Nth. stehen oft allein auf Stolonen oder auf Zwischensegmenten von Kormidialsprossachsen (p. 904).

Gth. sind meistens in Kormidien integriert; bei der Subfamilie *Kirchenpaueriinae*, Stechow, kommen sie direkt an Stolonen oder an kormidialen Sprossachsen unregelmässig verteilt, also nicht integriert vor (vgl. dazu p. 896).

Das Kormidium ist höchst wahrscheinlich schon ein Integrat, eine zusammengesetzte und in sich differenzierte Einheit und keine

<sup>1</sup> Einführung der in Kormen geltenden Alterskategorien siehe p. 972/3. Hier ist das topologische Alter gemeint.

Grundeinheit; dass wir es trotzdem als eine Grundeinheit der Plumulariidentektonik benützen, fordert eine Erklärung:

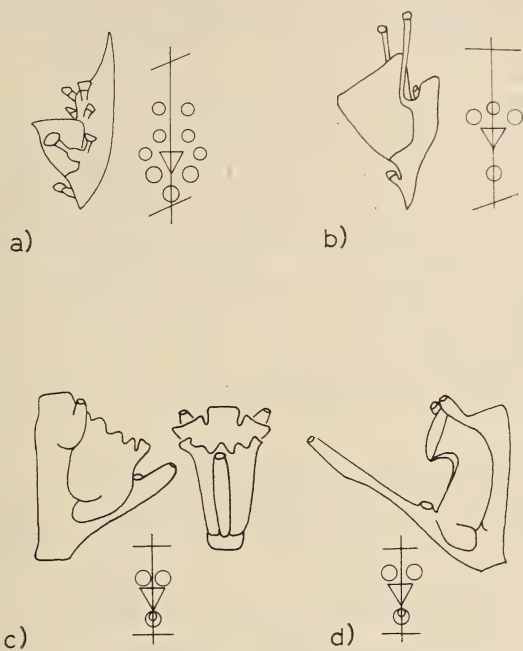


ABB. 2.

Kormidien. *Eleutheropleinae*: a) *Antennella sibogae* Billard, b) *Antennella secundaria* Gmelin.

*Statopleinae*: c) *Thecocarpus laxus* (Allman), d) *Halicornaria gracilicaulis* Jäderholm; (alle nach BILLARD 1913).

1. Die Kontroverse über den Homologiewert der Nth. ist nicht entschieden, sodass man theoretisch das Kormidium einem komplexen Hydranthen homolog setzen könnte (der also aus sich heraus Organe, nämlich die Nth. entwickelt hätte).
2. Auch wenn wir diese Ansicht ablehnen und das Kormidium als zusammengesetzte Einheit, als Integrat, auffassen, können wir über seine Entstehung (sowohl onto- wie phylogenetisch) nur hypothetisch aussagen und es sowohl als ein echtes Monopodium wie als ein Pseudomonopodium auffassen (siehe weiter oben, p. 894).
3. Ist das Kormidium für die Plumulariiden obligatorisch.



## DAS GONOKORMIDIUM

Bei vielen *Plumulariiden* ist das Gebilde, das man gemeinhin als Gonothek bezeichnet, gar keine Gonothek, sondern ein umgebautes Kormidium, bei welchem die Hydrothek durch eine Gonothek entweder ersetzt oder verdrängt ist und die Anzahl Nematotheken reduziert sein kann (vgl. Abb. 23, 24, 25.)

Solche Gonokormidien werden bei den *Eleutheropleinae* (*Plumularinae*) auf die normalen (sterilen) Kormidien in den Weisen aufgestockt, dass sie entweder frontal unterhalb der Hydrothek (also unpaarig) proliferieren oder lateral — unterhalb oder auf gleicher Höhe der Hydrothek eines Kormidiums (also paarig) — abzweigen. Bei manchen *Statopleinae* (Aglaopheninae) ersetzen sie gewöhnliche Kormidien (siehe Abb. 23, 24, 25) (vgl. Abb. 3d, 5).

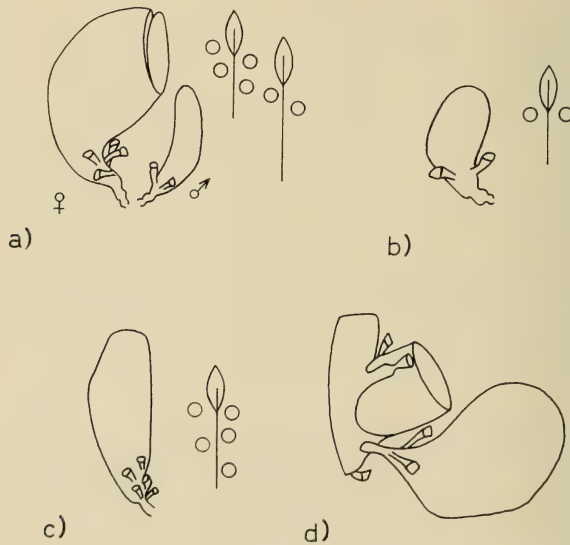


ABB. 3.

Gonokormidien. a) *Plumularia plagiocampa* Pictet, b) *Plumularia diaphragmata* Billard, c) *Antennella sibogae* Billard, d) *Monostaechas fisheri* Nutting, lateral auf steriles Kormidium aufgestockt; (alle nach BILLARD 1913).

Ich habe mangels genügenden Materials den im Zusammenhang mit den Gonokormidien stehenden Fragen nicht im erwünschten Mass nachgehen können. So ist über die Homologie innerhalb der Gonokormidien

und über die Homologiebeziehungen zwischen sterilen Kormidien und Gonokormidien nichts bekannt. Auch über das Auftreten von Gonokormidien im System weiss man wenig. Solche und andere Probleme um die Gonokormidien müssen durch weitere vergleichend morphologische Untersuchungen gelöst werden.

Ich schlage vor, ganz allgemein in der Kormenterminologie den Begriff Kormidium für mehr oder weniger integrierte kormale Einheiten zweiter Ordnung zu reservieren. BEKLEMISEV braucht den Begriff für alle komplexen, morphologisch integrierten kormalen Einheiten, also auch für die Corbulae (p. 993) und andere Komplexeinheiten höherer Ordnung.

## DIE KORMENBILDUNG

Dieses Zwischenkapitel ist für das Verständnis aller folgenden Kapitel Voraussetzung; es nimmt vieles, was in den Schlussbetrachtungen ausführlicher behandelt und klarer formuliert wird, vorweg (siehe p. 961 ff.).

Aus der vegetativen Propagation oder der Knospung von (ursprünglich) autonomen Grundelementen (Grundeinheiten) kommt es zur Bildung von festen Verbänden, die man als Kormen bezeichnet hat. (Das Wort „Kolonie“ ist auch innerhalb der Kormen-Terminologie nie exakt gefasst worden; es wird — wie schon hervorgehoben — in dieser Arbeit vermieden).

Aus nicht integrierten primären Kormen, also homomorphen Komplexen von autonomen, unter sich gleichen Einzelelementen. (Autozoiden) zum Beispiel Hydranthen, entwickeln sich im Laufe der Phylogenese durch Differenzierungsvorgänge (Spezialisierung, Delegation, Polymorphismus) und gleichzeitige Integrationsprozesse (physiologische Koordination) neue, höhere Autonomata.

Solche Phänomene können während der Phylogenese (oder Ontogenese) mehrmals auftreten und bedeuten für vorher autonome Strukturen eine Umwertung zu Organen in einen neuen Autonomon höherer Ordnung.

Man erkennt ein Autonomon an der ihm eigenen (genetisch festgelegten) Gestalt und Komplexität. (Mit Komplexität ist auch

seine Integrationshöhe, also zum Beispiel das Ausmass von Spezialisierungen und Koordinierungen und somit der Delegation von Funktionen an darauf spezialisierte Kormusteile (Organe) gemeint.)

Die Integrationshöhe oder der Autonomiegrad einer Struktur oder eines Komplexes manifestieren sich also direkt gestaltlich, wodurch die Art und Weise der Ausgestaltung einer kormalen Struktur oder eines kormalen Komplexes oder die topographische Anordnung und Verteilung mehrerer in Verbindung miteinander stehender Strukturen oder Komplexe einen morphologischen Darstellungs- oder Manifestationswert erhalten.

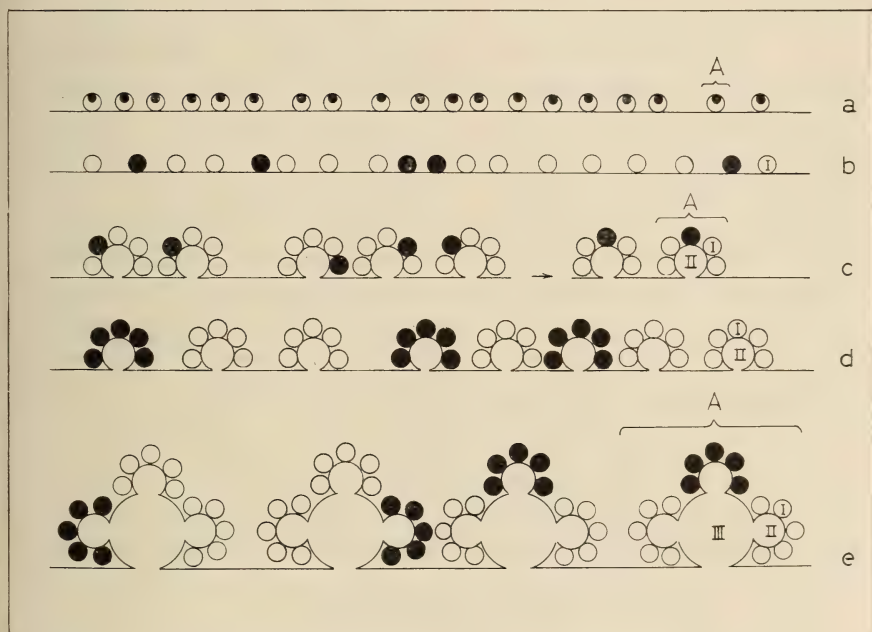
Dieser morphologische Darstellungs- oder Manifestationswert ist vorläufig das einzige Kriterium, das uns zur Beurteilung der (physiologischen) Integrationshöhe oder des Autarkie- und Autonomiegrades eines kormalen Komplexes zur Verfügung steht.

Autonomieverlagerungen sind als phylogenetische und als ontogenetische Vorgänge graduell, indem die niederen kormalen Einheiten ihre Autonomie nur schrittweise an die höheren abgeben, und es ist weitgehend eine Ermessensfrage, zu beurteilen, ob ein Kormuskomplex eine Integrationshöhe erreicht hat, die es rechtfertigt, ihn schon als Autonomon zu bezeichnen oder noch als unintegrierten Komplex aus niederen autonomen, kormalen Einheiten (Elemente oder Komplexe). Der Autonomiebegriff ist also ein „gleitender“ und sei deshalb als solcher postuliert.

Das Phänomen der Autonomieverlagerung führt uns zu weiteren Definitionsproblemen: Die asexuelle Vermehrung homomorpher und isopotenter kormaler Einheiten, die in Verbindung miteinander bleiben (solche Vorgänge seien kormale Multiplication genannt (siehe auch p. 962) ist die Voraussetzung jeder Kormenbildung; die Verlagerung der Autonomie an grössere Komplexe bedeutet deshalb auch eine Verschiebung jenes Begriffes.

Ein asexueller Vermehrungsvorgang, der auf einer niederen kormalen Integrationsstufe als Propagation (Fortpflanzung) autonomer Einheiten niederer Ordnung gewertet werden muss, wird auf einer höheren Integrationsstufe nur als Wachstum innerhalb einer komplexen Einheit höherer Ordnung bezeichnet werden müssen. Und dabei ist es unbestreitbar, dass diese beiden vegetativen Vermehrungsvorgänge sich direkt voreinander ableiten lassen.

Es folgt daraus, dass bei kormalen Organismen auch die Begriffe Fortpflanzung und Wachstum nur gleitende Begriffe sein können und es oft eine Ermessensfrage ist, ob die vegetative Vermehrung von kormalen Elementen oder Komplexen als Fortpflanzung oder als Wachstum gewertet wird.



TAF. I.

Allgemeines Schema zur Autonomieverlagerung und Fraktionierung in Kormen.

Verwendete Symbole: A Autonom, I. kormale Einheit 1. Ordnung. II. kormale Einheit 2. Ordnung. III. kormale Einheit 3. Ordnung.

Schwarz symbolisiert die delegiert werdende Funktion

- a) Unintegrierter Kormus 1. Ordnung aus autonomen (homomorphen, isopotenten) kormalen Grundeinheiten.
- b) Spezialisierung und Delegation im Kormus 1. Ordnung (primärer Polymorphismus)
- c) Unintegrierter Kormus 2. Ordnung. Bildung autonomer kormaler Einheiten 2. Ordnung durch 1. Fraktionierung der Kormogenese. Nach Pfeil: Ausbildung eines typisierten Musters (resp. Symmetrie) im Autonom 2. Ordnung.
- d) Spezialisierung und Delegation im Kormus 2. Ordnung. (Secundärer Polymorphismus)
- e) Unintegrierter Kormus 3. Ordnung die kormalen Einheiten 2. Ordnung sind zu kormalen Einheiten 3. Ordnung zusammengefasst. (2. Fraktionierung der Kormogenese), welche Träger der Autonomie sind.



Die *Plumulariiden* sind alle polymorph, das heisst ihre Architektur baut sich aus schon komplexen und differenzierten Kormuseinheiten, den Kormidien, zusammen. Primäre Autonomieverlagerungen sind also schon auf einer prae-plumulariiden Evolutionsstufe (wahrscheinlich bei *Haleciiden* nahestehenden Formen) realisiert worden (falls man nicht die Nth. als von Tentakeln abstammend interpretiert). Daraus ergeben sich Schwierigkeiten in der Homologisierung der untersten tektonischen Einheiten (Zoide, Elementarsprossachsen, Kormidien), welche zu langen, fruchtlosen Diskussionen der älteren Autoren geführt haben. Unsere Arbeit nimmt jene Streitigkeiten nicht wieder auf; das Problem wird ausgeklammert und eine Homologisierung der untersten morphologischen Einheiten wird nur versuchsweise angestrebt.

Bei den *Plumulariiden* wird die Potenz zur Kormenbildung fraktioniert; ursprünglich (auf prae-plumulariiden Evolutionsstufen) gab es wohl nur eine horizontal-stolonale Kormogenese, später haben sich davon die kormidialen und stolon-al-vertikalen Kormenbildungspotenzen abgespalten (vgl. p. 963 ff.).

## DIE KORMENBILDUNG ENTLANG KORMIDIALEN SPROSSACHSEN DIE KORMIDIALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

### EINLEITUNG

Als kormidiale seien im Folgenden alle jene Kormenbildungen verstanden, die im Sinne der zuvor postulierten Kormidiumssprossachse geschehen. Auch wenn kormidiale Sprossachsen ohne Intervention von Stolonen weitere kormidiale Sprossachsen hervorbringen, nennen wir solche Vorgänge kormidiale Kormenbildung. In diesem Teil werden die kormidialen Potenzen isoliert betrachtet, ohne die gleichzeitig zur Wirkung kommenden stolonalen Kormenbildungspotenzen zu berücksichtigen, welche in einem späteren Teil der Arbeit behandelt werden (siehe pp. 945 ff.).

### DAS PRIMÄRMONOPODIUM

Wenn eine Kormidiumssprossachse über das Kormidium hinaus verlängert wird und nacheinander weitere Kormidien

hervorbringt, entsteht ein Gebilde, das im Folgenden Primärmonopodium genannt wird.

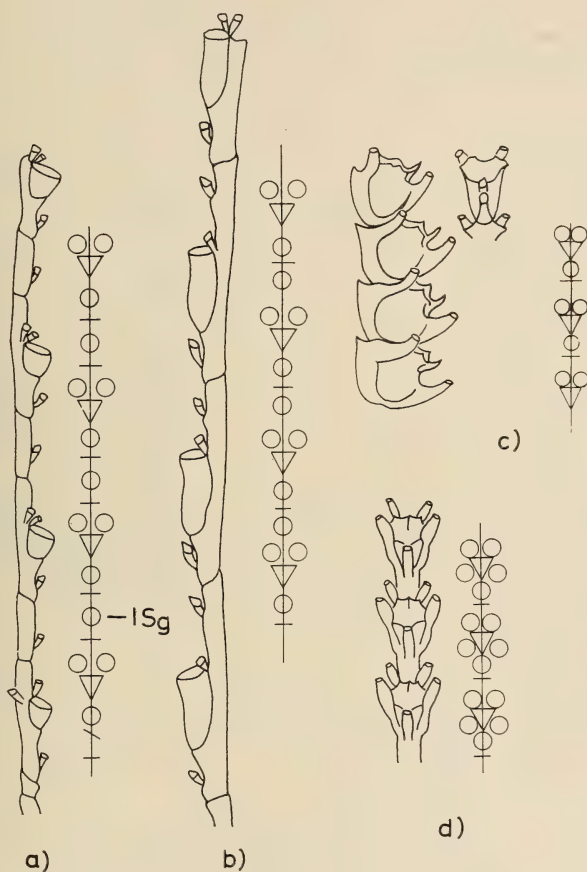


ABB. 4.

Primärmonopodien *Eleutheropteleinae*: a) *Plumularia crater* Billard, b) *Plumularia insignis* Allman var. *conjuncta* Billard; (beide nach BILLARD 1913). *Statopleinae*: c) *Halicornaria segmentata* Warren; (nach WARREN 1908), d) *Pentandra parvula* v. Lendenfeldt; (nach v. LENDENF. 1884).

Ob dieser Komplex ein echtes Monopodium ist oder ein aus einem ursprünglichen Siechel-Sympodium entstandenes Pseudomonopodium (siehe oben), kann man noch nicht entscheiden. Diese Frage ist für die folgenden Betrachtungen auch nicht wichtig.

Ein Primärmonopodium besteht also aus hintereinander (monopodial) angeordneten Kormidien, es weist stets einen vorauswachsenden terminalen (distalen) Vegetationspunkt auf, der einseitig die Zoide, resp. Kormidien hervorbringt. Die Seite des Primärmonopodiums, die die Zoide trägt, nennen wir Frontal-seite.

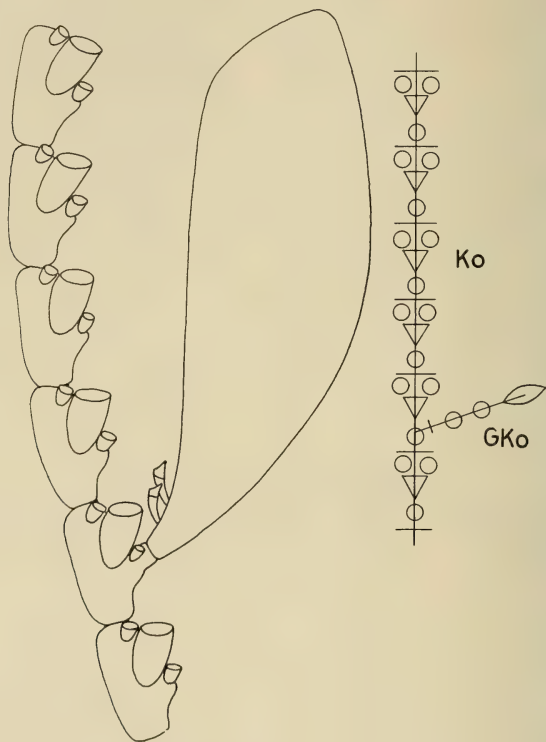


ABB. 5.

Primärmonopodium mit Gonokormidium. *Nuditheca dalli* (Clark); (Coll. München, det. STECHOW).

Alle Plumulariiden (die daraufhin zu untersuchen mir gelang) weisen im Laufe der Kormoontogenese ein (vorübergehend autarkes) primämonopodiales Stadium auf. Es sind bis jetzt keine *Plumulariiden* bekannt, welche ein primäres Fächelsympodium bilden. Daraus folgt, dass alle höheren kormidialen Komplexe und Strukturen der *Plumulariiden* aus Primärmonopodien gebildet resp.

aus Teilen von solchen zusammengesetzt sein müssen oder aus stark umgebildeten Primärmonopodien resp. aus Teilen von solchen entstanden sind.

Die Kormidien eines Primärmonopodiums sind durch Septen (Einschnürungen im Periderm) voneinander abgehoben. Diese Septen beziehen auch die Sprossachse ein, sodass das ganze Primärmonopodium segmentiert ist. (Stolonale Sprossachsen sind von kormidialen sofort durch ihre Unsegmentiertheit zu unterscheiden.) Die Septen hießen in der alten Nomenklatur Nodien, die zwischen ihnen befindlichen Kormidien- und Sprossachsenabschnitte Internodien; diese beiden aus der Botanik stammenden Begriffe werden hier eliminiert (nachdem sie ohnehin kaum mehr gebraucht wurden.) Ein primäres Monopodium besteht also aus durch Septen voneinander abgrenzbaren Segmenten. So wird auch der sonst unvermeidliche Begriff Interinternodium umgangen (Intersegment, Zwischensegment p. 904).

Gattungen, bei welchen direkt aus dem Stolon entspringende Primärmonopodien, die nicht weiter verzweigt sind, den kormoontogenetischen Endzustand darstellen, wo also die Ausbildung von Primärmonopodien die maximale Leistung in der kormidialen Fraktion der Kormogenese bedeutet, sind *Antenella*, Allman; *Corhiza*, Millard, und *Antennellopsis*, Jäderholm.

Es müssen hier beim Primärmonopodium auftretende neue Strukturen eingeführt werden, deren Homologisierung nicht ohne weiters gelingt:

1. Der Basisteil des Primärmonopodiums, also der dem Stolon direkt aufsitzende Proximalabschnitt ist oft unsegmentiert und sieht wie ein Stolon aus. Diese Tatsache stützt die weiter oben ausgesprochene Hypothese, dass die Kormidiumsprossachse einem Seitenstolon homolog sei (vgl. p. 894).
2. Bevor die kormidientragenden Segmente beginnen, treten Vorsegmente (Prosegmente) mit einer variablen Zahl von Zoiden auf. Diese Zoide sind wahrscheinlich Nth. oder aber reduzierte Hth., oder vielleicht sogar reduzierte oder verschmolzene ganze Kormidien.
3. Es treten Vorsegmente ohne Zoide auf.



4. Sehr oft treten eines oder mehrere, durch auffällige, schräge Septen begrenzte, mit Nth. besetzte, morphologisch streng festgelegte Vorsegmente (oft ohne Hth.) auf.
5. Zwischen den kormidientragenden Segmenten befinden sich oft solche, welche nur Nth. aufweisen oder überhaupt keine Zoide tragen. Solche Segmente nennen wir Zwischensegmente (Intersegmente).  
Alle diese Strukturen und ihre Lage zueinander oder zu den normalen Segmenten sind mehr oder weniger art- und alters-typisch. \*
6. Die Kormidiumssprossachse setzt sich distal (terminal) als Stolon fort, wenn das Primärmonopodium eine bestimmte (arttypisch festgelegte) Grösse, resp. ein entsprechendes Alter \* erreicht hat oder nach Amputationen. (Solche Strukturen werden im Kapitel über stolonale Kormenbildungspotenzen (siehe p. 951) ausführlicher besprochen werden.) Wir nennen solche Gebilde Apicalstolone. Auch die Existenz von Apicalstolonen stützt die Auffassung der Kormidialsprossachse als Sekundärstolon (vgl. p. 894).

Die unter 1—3 beschriebenen Strukturen kommen (in entsprechend abgeänderter Form) auch bei von Primärmonopodien abgeleiteten Sprossachsen (Rhachien, Diplo-, Polyrhachien) vor.

## AUS PRIMÄRMONOPODIEN ZUSAMMENGESetzte KORMUSKOMPLEXE

### EINLEITUNG

Werden Primärmonopodien zu Trägern weiterer Primärmonopodien, so entstehen tektonische Gebilde höherer Ordnung.

Das erste (vom Stolon oder Substrat abgehende) Primärmonopodium nennen wir den primärmonopodialen Kaulus, die darauf aufgestockten primärmonopodiale Rami.

Die Proliferation homomorpher Primärmonopodien längs dem Stolon wird in diesem Kapitel nicht behandelt, sondern unter den

\* Alterskategorien in Kormen s. pp. 972/3 ff..

stolonalen Kormenbildungspotenzen, sodass hier nur Verzweigungsmodi an Kormidiumsprossachsen zur Sprache kommen.

Im Laufe der Evolution wurden von Primärmonopodien folgende Möglichkeiten des Hervorbringens weiterer Primärmonopodien realisiert:

#### DIE (ECHTE) DICHOTOMIE VON PRIMÄRMONOPODIEN DIE ISODICHOTOMIE

Von Isodichotomie reden wir, wenn die Monopodialsprossachse sich in zwei morphologisch gleichwertige, weitere Monopodien gabelt; dieser Vorgang kann sich wiederholen.

Isodichotomie von Primärmonopodien kommt beim Genus *Oswaldella*, Stechow, vor.

#### DIE VERSALE PROLIFERATION AN PRIMÄRMONOPODIEN

Wenn von der Versalseite eines Primärmonopodiumsegmentes ein weiteres Primärmonopodium abgeht, nennen wir den Vorgang versale Proliferation am Primärmonopodium oder kurz Versalsprossung oder -Verzweigung (versale Ramification).

Ein Primärmonopodium kann also so viele weitere versalgesprossste primäre Monopodien tragen wie es Segmente hat.

Es ist mir bis jetzt eine Art aus der Literatur bekannt (BILLARD 1913), die sich manchmal diesem Schema gemäss verhält (*Antennularia secundaria* Gmelin).

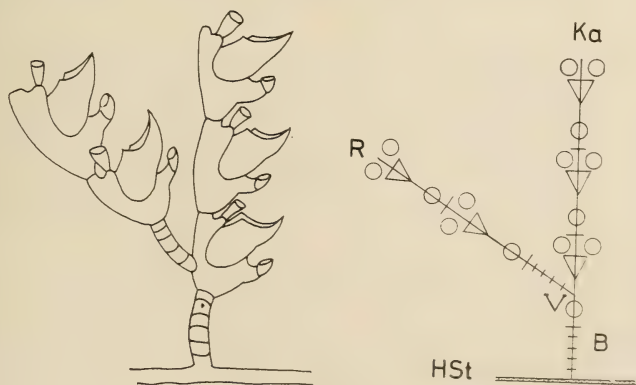


ABB. 6.

Versalproliferation. *Gattya humilis* Allman; (nach ALLM. 1885)

Die Potenz zur versalen Proliferation kann innerhalb des Primärmonopodiums an das Prosegment (proximalste Segment) delegiert werden; den anderen Segmenten fehlt dann diese Potenz. Dieser Fall wird uns in einem Abschnitt des nächsten Kapitels beschäftigen (p. 909).

#### DIE LATERALE PROLIFERATION AN PRIMÄRMONOPODIEN

Eine andere Möglichkeit der Aufstockung weiterer Primärmonopodien auf ein bestehendes ist die laterale Proliferation (laterale Ramification). Hier sprossen seitlich zwischen den Zoiden eines Kormidiums neue Kormidiumsprossachsen. Jedes Kormidium kann also lateral zwei weitere kormidiale Sprossachsen hervorbringen.

Die Stelle der Sprossung ist nicht genau festgelegt und von Art zu Art verschieden: unterhalb der Hth., auf gleicher Höhe oder darüber.

Der Vorgang kann sich an bereits aufgestockten Primärmonopodien wiederholen. Eine Beschränkung der Potenz zur Lateralproliferation auf bestimmte Segmente kann vorkommen; dadurch wird vermieden, dass zuviele Primärmonopodien aufgestockt werden, die sich gegenseitig im Wege stünden.

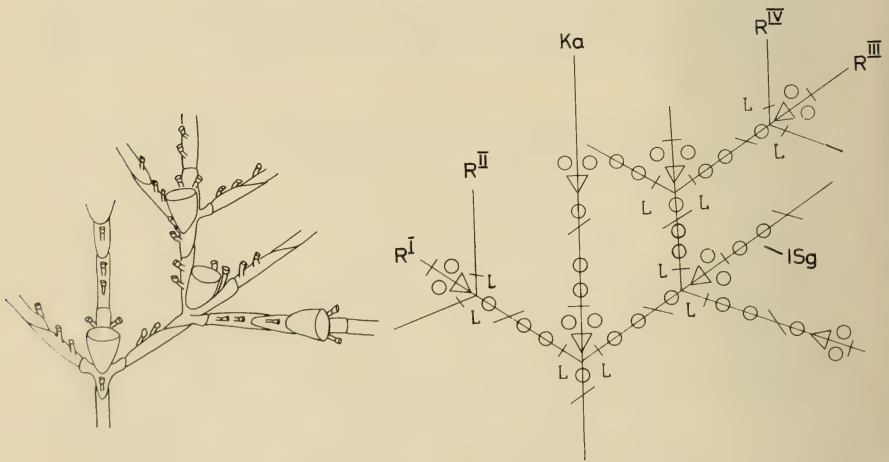


Abb. 7.

Lateralproliferation. *Thecocalus catharina* (Johnston) (Coll. München), alle Sprossachsen haben Verzweigungspotenz (paarig).

Eine Art, welche die Lateralproliferation in ihrer ursprünglichen Art und Weise verwirklicht, wo also Primärmonopodien lateral gesprosst, paarig angeordnete weitere Primärmonopodien hervorbringen

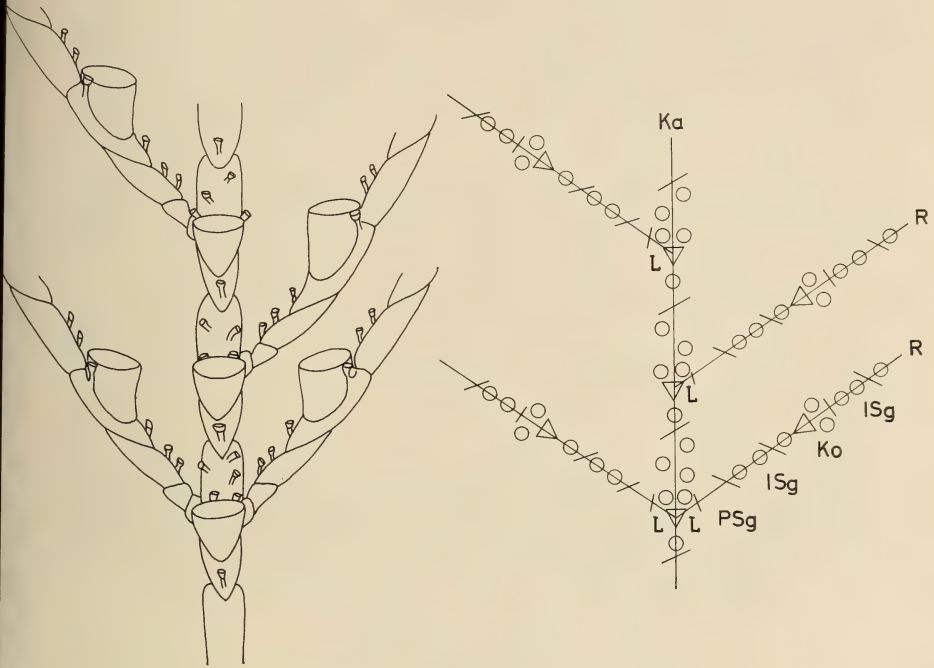


Abb. 8.

Lateralproliferation alteriert. *Thecocalus diaphanus* (Heller) (Neapel det. v. SCHENCK), nur Kaulus hat Verzweigungspotenz (unpaarig).

und diese eventuell wiederum, ist *Thecocalus catharina* (Johnston) (Coll. Genève, det. BEDOT; Coll. München det. STECHOW).

Bei *Thecocalus valdiviae* Stechow, (Coll. München) und *Thecocalus diaphanus* (Heller), (Coll. München, det. STECHOW) sind die proximalsten der aufgestockten, lateral gesprossenen Primärmonopodien paarig, die distalen alterniert.

#### DIE FRONTALE PROLIFERATION AN PRIMÄRMONOPODIEN

Der Proliferationsort für die frontale Abzweigung ist festgelegt; es ist der Raum zwischen der (unpaaren) sogenannten mesialen Nth. und der Hth. eines Kormidiums. Mittels dieses Abzweigungsmodus werden die am meisten spezialisierten und



komplexesten Kormusstrukturen, die es bei *Plumulariiden* gibt, gebildet. Die Interpretation dieser Abzweigung ist sehr schwierig, sie tritt nämlich nur in schon abgeleiteten Formen an bereits hochintegrierten kormidialen Komplexen auf. In ihrer (theoretisch zu postulierenden) ursprünglichen Art und Weise ist sie bei keiner bekannten Plumulariidenart verwirklicht, d.h. es ist kein Primärmonopodium bekannt, dessen sämtliche Kormidien die Potenz zu dieser Proliferationsart bewahrt haben. Aus diesem Grund wird dieser Abzweigungstyp im nächsten Kapitel ausführlicher behandelt werden. Hier sei nur noch erwähnt, dass er phylogenetisch vielleicht vom lateralen Abzweigungstyp abgeleitet ist.

Verschiedene Proliferationstypen können bei ein und derselben Art miteinander verwirklicht sein, was recht mannigfaltige tektonische Kombinationen ermöglicht.

## DIE AUS UMGEBAUTEN PRIMÄRMONOPODIEN ODER AUS TEILEN VON UMGEBAUTEN PRIMÄRMONOPODIEN GEBILDETEN SPROSSACHSEN DIE RHACHIEN, DIE PSEUDORHACHIEN

### EINLEITUNG

Wir haben im vorigen Kapitel kormale Komplexe kennen gelernt, die aus der Ramification von Primärmonopodien nach verschiedenen Proliferationstypen entstanden sind.

Mit fortschreitender Integrationshöhe geht die Autonomie mehr und mehr an dieses neue Verzweigungssystem als eine neue Einheit über. Eine solche Autonomieverlagerung manifestiert sich dadurch gestaltlich am markantesten, dass Hauptsprossachsen — als „Überorgane“ des ganzen Komplexes — neu gebildet oder, wenn schon vorhanden, klarer ausgestaltet werden und dadurch, dass diese Hauptsprossachsen gleichzeitig zu Achsen von sich mehr und mehr vervollkommnenden Symmetrien werden, die den ganzen Komplex einbeziehen (integrieren).

Diese Hauptsprossachsen, die primär den anderen Sprossachsen (Primärmonopodien) homomorph waren, können dabei heteromorph (abgeleitet, sekundär) werden. Ein von einer morphologisch um-

gewandelten Hauptsprossachse (Rhachis p. 912, Pseudorhachis p. 912, Diplorhachis p. 918, Polyrhachis p. 918) abgehendes Primärmonopodium heisst Kladium.

Die aus umgebauten Primärmonopodien oder Teilen von umgebauten Primärmonopodien unmittelbar entstandenen Hauptsprossachsen (Rhachien p. 912, Pseudorhachien p. 912) werden in Schemaskizzen mit doppelter Linie und mit gefüllten Zoidsymbolen symbolisiert.

Die Möglichkeiten zur Bildung einer Hauptsprossachse sind für Kormalkomplexe von verschiedenem Verzweigungsmodus jeweils verschieden. Wir betrachten nun diese Möglichkeiten zur Bildung und Ausgestaltung von Hauptsprossachsen für jeden der oben dargestellten Abzweigungstypen in derselben Reihenfolge, in der diese eingeführt wurden.

Für die isodichotome Art der Verzweigung gibt es geometrisch keine Möglichkeit, eine Hauptachse auszubilden. Es gibt also für kormidiale Komplexe, welche aus sich isodichotom verzweigenden Primärmonopodien zusammengesetzt sind, keine Evolutionsmöglichkeit zur Bildung von Komplexen höherer Komplexitätsgrade, und sie sind bereits das Ende einer Evolutionsreihe.

#### DIE PSEUDORHACHISBILDUNG IN VERSAL VERZWEIGTEN KOMPLEXEN

Es wurde schon gesagt, dass die Potenz zur versalen Proliferation an das Vorsegment eines Primärmonopodiums delegiert werden kann (d.h., dass alle andern Segmente diese Potenz verlieren), sodass ein Primärmonopodium jeweils nur ein weiteres Primärmonopodium an seiner Basis hervorbringt (siehe p. 906); dieses wird auf die selbe Weise zum Träger eines nächsten und so fort. Es entsteht so ein Sichelsympodium aus Primärmonopodien. Ein derartiges Gebilde ist, wie man sofort ersehen kann, asymmetrisch und in seinem Wachstum geometrisch eingeschränkt.

Eine Art, die sich so verhält, ist *Monostaechas fisheri* Nutting.

Es muss also zu integrativen Leistungen kommen, um diese Nachteile zu korrigieren. Die erste dieser Leistungen ist eine Streckung des Sichelsympodiums, d.h. die sich jeweils unterhalb einer Proliferationsstelle befindenden Basisstücke der Primär-

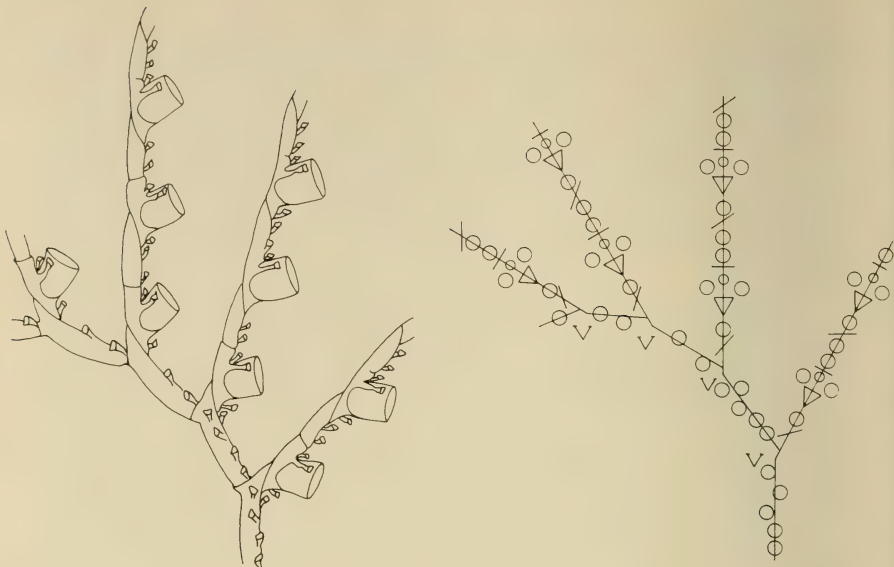


ABB. 9.

*Monostaechas fisheri* Nutting (nach BILLARD 1913). Potenz zur Versalver-  
zweigung auf Prosegment beschränkt; es entsteht ein Sichelsympodium aus  
Primärmonopodien.

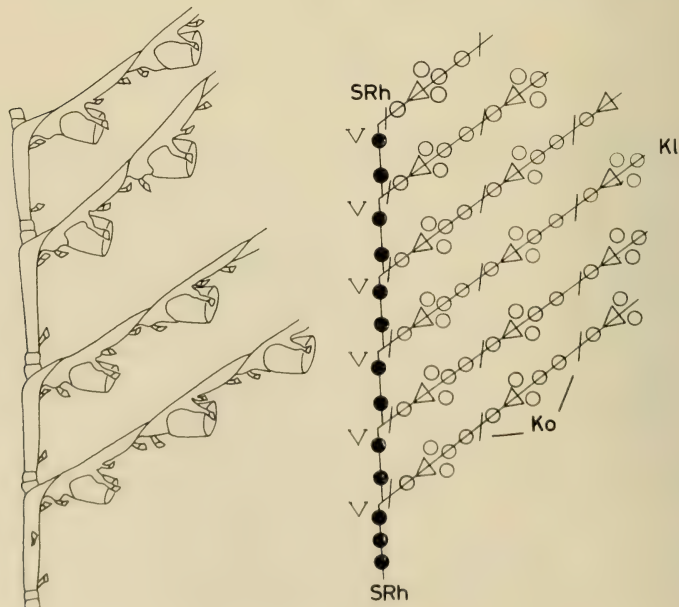


ABB. 10.

*Monostaechas quadridens* (McGrady) (Coll. München, det. STECHOW). Semi-  
rhachisbildung durch Streckung des versalgesprosssten Sichelsympodiums.

monopodien orientieren sich in einer vertikalen Achse und bilden so eine neue Hauptsprossachse, während die distal von den Proliferationsstellen befindlichen Stücke der Primärmonopodien gleichzeitig gegen eine horizontale Lage gebogen werden. Die entstandene

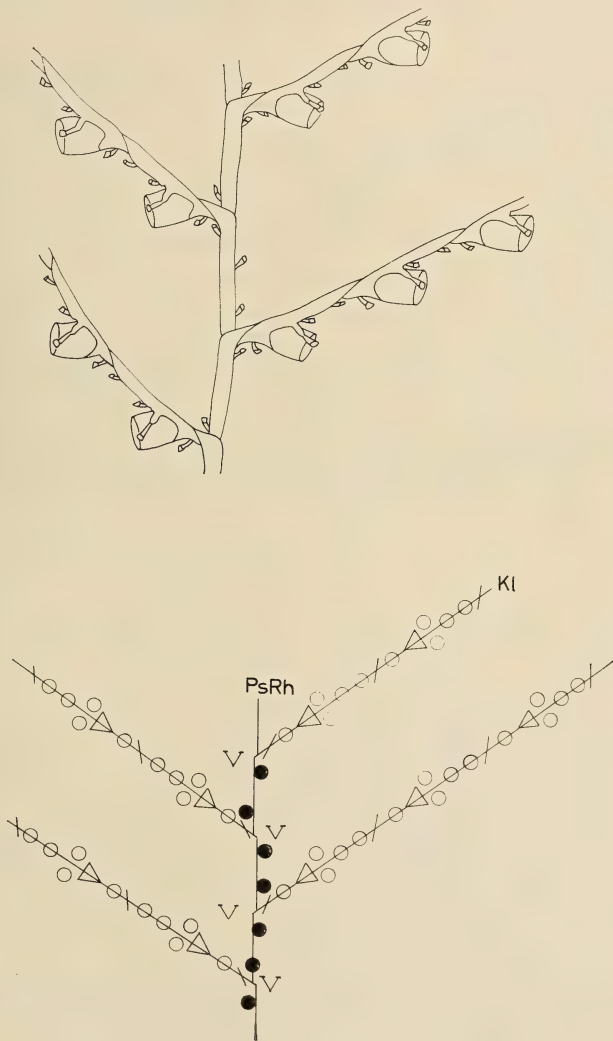


ABB. 11.

Pseudorhachis eines versal gesprossenen Komplexes. *Monostaechas sibogae* Billard (nach BILLARD 1913).



Hauptsprossachse ist also aus den proximalsten Abschnitten der Primärmonopodien sympodial aufgebaut.

So verhalten sich z.B. die Rami (p. 920) von *Monostaechas dichotoma* Allman und von *Monostaechas quadridens* (McGrady).

Wir nennen eine solche sympodial gebildete Hauptsprossachse Pseudorhachis.

Jetzt ist das unbeschränkte Höhenwachstum des ganzen Komplexes geometrisch möglich, aber noch immer besitzt es keine bilaterale Symmetrieachse, seine Pseudorhachis ist nur eine Semirhachis. Dies hebt eine weitere Korrektur auf: Durch abwechselungsweise Drehung um  $90^\circ$  nach links und rechts der sich unmittelbar folgenden Pseudorhachissegmente, also einer Umwandlung des Sichelsympodiums in ein Pseudo-Fächelsympodium, bildet die Pseudorhachis nunmehr die Achse einer bilateralen Symmetrie, welche den ganzen Komplex umfasst. Das so entstandene Gebilde besteht also aus einer segmentierten Hauptsprossachse, welche in regelmässiger Alternation nach links und rechts Primärmonopodien abgibt, die in einer Ebene liegen. Auch so kann also die Federform der Plumulariiden entstehen.

Auf diese Weise ist z.B. *Monostaechas sibogae* Billard gebaut.

#### DIE RHACHISBILDUNG UND DIE INTEGRATIONSSTUFEN LATERAL VERZWEIGTER KOMPLEXE

Lateral verzweigte Komplexe haben von allem Anfang an eine Hauptachse, nämlich das vom Stolon oder Substrat ausgehende Primärmonopodium (der primärmonopodiale Kaulus). Diese vorerst den anderen Primärmonopodien des Komplexes homomorphe Struktur entwickelt sich zu einer Rhachis (sekundäres Monopodium), indem der axiale Anteil ungleich wichtiger wird als der zoidale. Die Sprossachse vergrössert ihren Durchmesser; es entsteht eine vergleichsweise mächtige Röhre mit relativ kleinem Zoiden besetzt. Eine weitere Änderung im Kormidium betrifft die Hth.; diese wird mehr und mehr reduziert, um bei hochintegrierten Formen nur noch als rudimentäre Struktur (als kleine Pore im Periderm oder sogenannte Pseudo-Nematothek) übrig zu bleiben, wir nennen sie dann Abortivhydrothek.

Als weitere Integrationsleistung tritt der Verlust von Septen hinzu, sodass höchstintegrierte Sekundärmonopodien anders oder nicht mehr segmentiert sind indem z.B. nur jedes dritte oder vierte Septum bestehen bleibt oder alle Septen wegfallen.

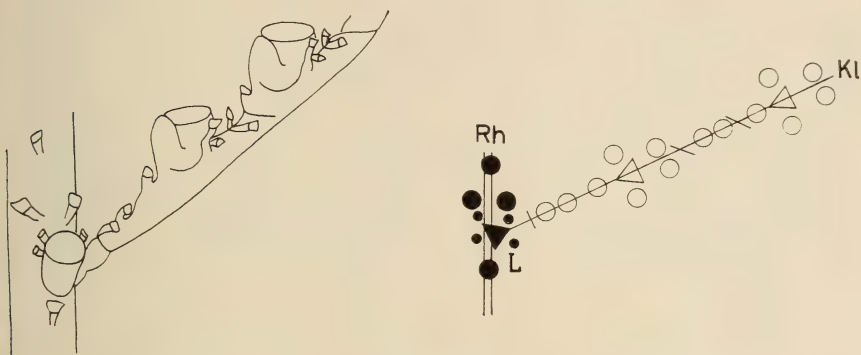


ABB. 12.

*Plumularia diaphragmata* Billard (nach BILLARD 1913).

Sehr schön ist der Ausfall von Septen z.B. bei *Plumularia stylifera* Allman (Coll. München, det. STECHOW) zu sehen.

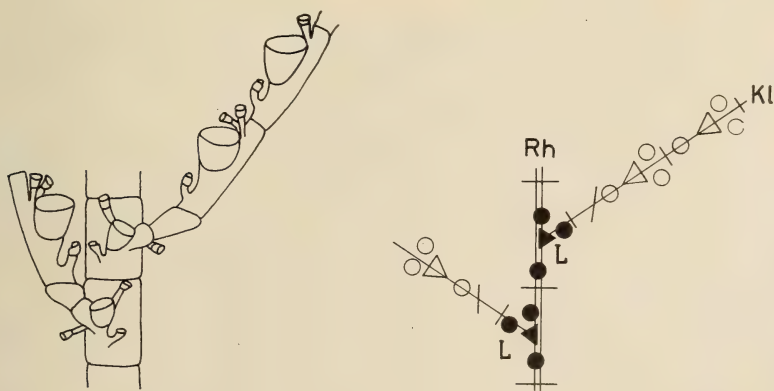


ABB. 13.

*Heteroplax jaederholmi* Stechow (Coll. München).

Parallel zur Bildung der Rhachis bildet sich ein Alternation der von der Rhachis abgehenden Primärmonopodien (Kladien) aus, die schon im vorigen Kapitel beschrieben wurde (siehe p. 907).

Dieses abwechselungsweise Unterdrücktwerden der rechten, resp. der linken lateralen Proliferationspotenz der Kormidien entlang der Hauptsprossachse (Kaulus) geschieht schon auf Ent-

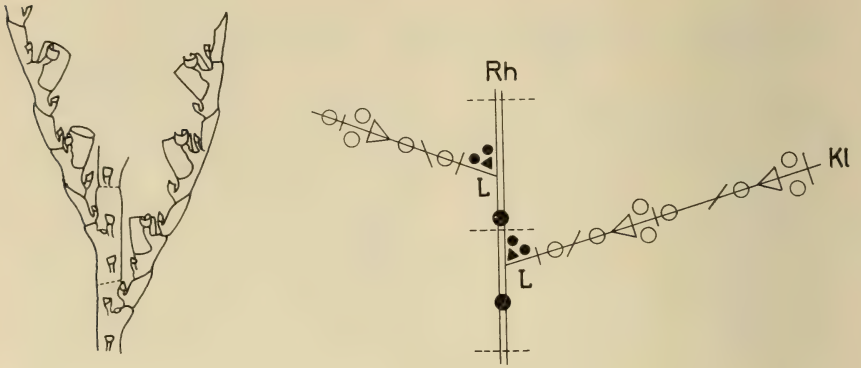


ABB. 14.

*Plumularia bedoti* Billard (nach BILLARD 1913).

wicklungsstufen, wo diese noch ein Primärmonopodium ist (vgl. Abb. 8).

Solange die Hauptsprossachse (Kaulus) noch ein Primärmonopodium ist und noch keine Rhachis, reden wir nicht von Kladien sondern von primärmonopodialen Rami (p. 904).

Es werden Sprossachsen, welche proximal primärmonopodial sind und die lateral von einer Rhachis abgehen (wie Kladien), ihrerseits distalwärts zu Rhachien, welche nun Kladien tragen (wir nennen sie Rami) und es entstehen derart Kormuskomplexe noch höherer Komplexität. Auch diese entwickeln sich zu Autonomata und bilden Symmetrien und Organe aus, welche die Integrationshöhe ihrer Komplexe morphologisch manifestieren. Dieser Prozess kann theoretisch beliebig oft wiederholt werden und es können sich also Strukturen höherer Einheit wiederum zu Einheiten (Autonomata) noch höherer Ordnung integrieren.

Wir nennen den primärmonopodialen, proximalen Teil einer Sprossachse, die weiter distal zu einer Rhachis wird, Pedunculum. Ein Pedunculum kann als beginnender Ramus anstelle eines Kladiums von einer Rhachis ausgehen oder als beginnender Kaulus von einem Basalstolon aus (vgl. Abb. 15).

## DIE RHACHISBILDUNG UND DIE INTEGRATIONSSTUFEN FRONTAL VERZWEIGTER KOMPLEXE

Die Verhältnisse entsprechen hier denjenigen bei lateral verzweigten Komplexen: Die Hauptsprossachse wird zu einer Rhachis durch Verstärkung der Kormidialsprossachse und Rückbildung der Hth. Auch eine Linksrechts-Alternation der Primärmonopodien (Kladien) wird realisiert. Diese wird aber durch eine Winkeldrehung der Segmente des Sekundärmonopodiums (Rhachis) um dessen eigene Achse um ca.  $90^\circ$  erreicht. Ohne diese Winkeldrehung wäre der Komplex (ähnlich wie bei der Versalverzweigung) in einem symmetrischen Ungleichgewicht und die Rhachis eine

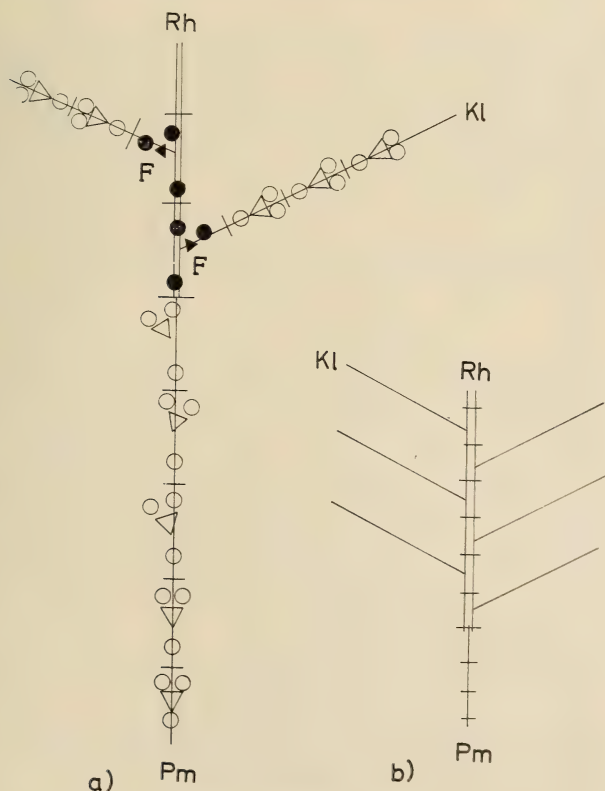


ABB. 15.

Rhachisbildung in frontal verzweigten Komplexen z.B. *Aglaophenia acacia* Allman. a) Schema mit Zoidsymbolen, b) Schema ohne Zoidsymbole.



Semirhachis. Auch auf diese Weise entsteht die bekannte Federform.

Auch bei frontal verzweigten Komplexen lässt sich der Vorgang der Bildung von Rhachien durch Umwandlung von Primärmonopodien mehrfach wiederholen. Das neue Sekundärmonopodium sitzt entweder anstelle eines Kladiums, oder eine Sprossachse, die proximal wie ein Kladium als Primärmonopodium begonnen hat (Pedunculum), wird in distaler Richtung zu einer Rhachis. Die Wiederholung der Bildung von Rhachien (rhachialen Rami) ist bei diesem Verzweigungstyp viel häufiger und führt zu zahlreicheren Integrationsstufen (Autonomiestufen) als beim lateralen.

Die ganze Unterfamilie der *Statopleinae*, (Allman), Billard verzweigt sich nach dem frontalen Modus.

Alle hier beschriebenen Rhachien (Sichel- und Pseudo-Fächelsymphodium wie Sekundärmonopodien) können sich in gewissen Fällen isodichotom oder anisodichotom (pendelnd) gabeln. So z.B. bei *Monostaechas dichotoma* Allman und einigen *Aglaophenia*-Arten oder —Varietäten.

## DIPLORHACHIS UND POLYRHACHIS

### EINLEITUNG

Dieses Kapitel hat in vielen Aspekten einen hypothetischen Charakter; es beschreibt Strukturen, die aus Rhachien direkt entstanden gedacht werden müssen, deren Interpretation aber, solange nicht sorgfältige kormoontogenetische Untersuchungen (d.h. praktisch Aufzuchten aus Planulae) geschehen sind, nur auf Indizien beruht. Es sind hier aber auch viele neue Befunde verarbeitet und in der Literatur verstreute Einzelargumente gesammelt und synthetisiert worden.

### DIE DIPLORHACHIS

#### DIE KRYPTODICHOTOMIE VON SEKUNDÄRMONOPODIEN (RHACHIEN)

Das im Folgenden Gesagte stützt sich hauptsächlich auf Befunde bei *Halicornaria longirostris* Kirchenpauer; andere *Halicornaria*-Arten verhalten sich gleich.

Bei *Halicornaria*, welche sich nach dem frontalen Modus verzweigt, verwandelt sich die Rhachis bei der distalen Weiterbildung in der Weise, dass die Kormidium- (oder Zoid-) Anlagen verdoppelt

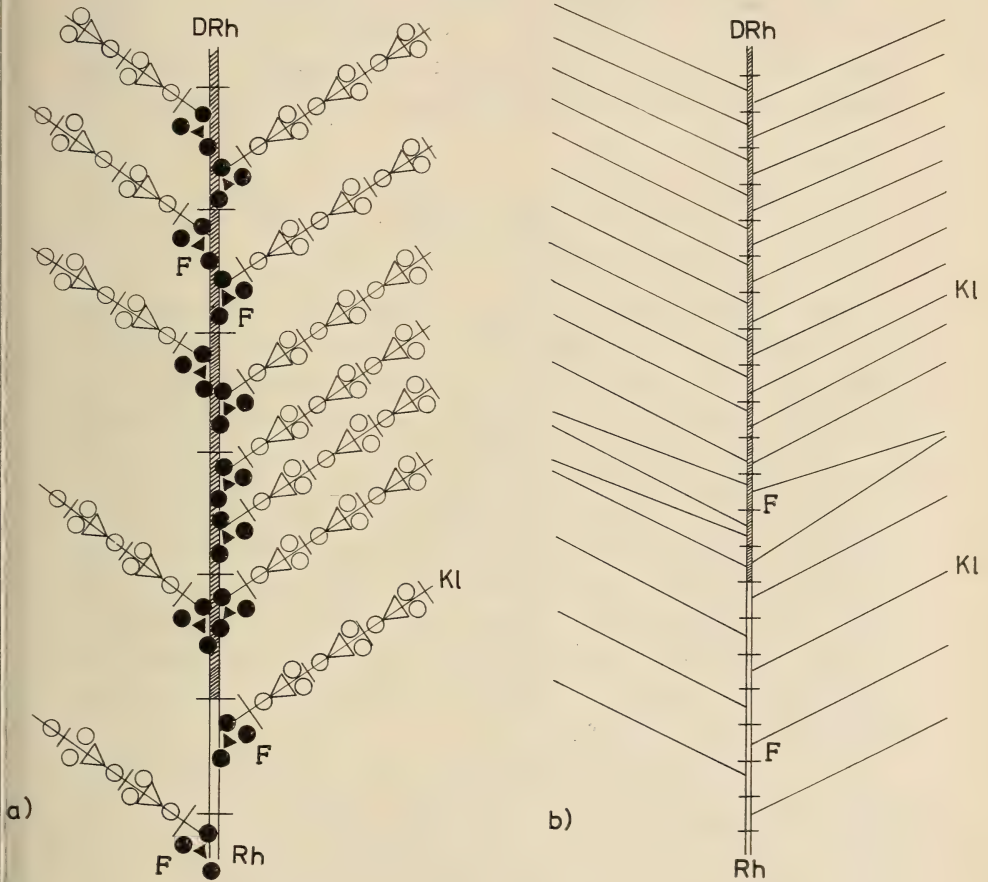


ABB. 16.

Kryptodichotomie = Diplorhachisbildung z.B. *Halicornaria longirostris* Kirchenpauer. a) Schema mit Zoidsymbolen, b) Schema ohne Zoidsymbole

werden, ohne dass jedoch die Sprossachse selbst sich teilt. Es trägt nun jedes Rhachissegment den doppelten Nth-Satz, zwei Abortivhydrotheken statt nur einer und zwei Kladien; gleichzeitig wird die Dicke der Achse verdoppelt. Wir nennen den Vorgang Kryptodichotomie.

Primär wird die Alternation der Kladien und die Lage der Zoide durch die Kryptodichotomie gestört, weiter distal arrangieren sich die getrennten Anlagen; es wird sekundär wieder eine Links-rechts-Alternation der Kladien ausgebildet (Reintegration).

Eine derart verwandelte Rhachis sei Diplorhachis genannt; eine Diplorhachis unterscheidet sich vom Sekundärmonopodium durch ihren grösseren Durchmesser und dadurch, dass sie pro Segment zwei Kladien und die doppelte Anzahl Zoide trägt.

#### DIE POLYRHACHIS — DIE INTRAPODIALE RAMIFICATION DIE KLADIENWIRTELBILDUNG

Durch einen ähnlichen Vorgang wie den eben beschriebenen ist die Ausgestaltung des Stammes (Kaulus) und oft von Ästen (Rami) bei *Nemertesia* (und entsprechend gebauten anderen Gattungen) wahrscheinlich erklärbar. Auch bei *Nemertesia* beginnt die Hauptsprossachse (Kaulus) proximal als Rhachis mit einem Kladium pro Segment; die sich folgenden Kladien stehen in einer regelmässigen Alternation, bilden also zwei Ebenen. Folgt man der Hauptsprossachse distalwärts, so treten mehr Kladien pro Segment in mehr als zwei Ebenen angeordnet auf. Zuerst (proximal) ist die Reihenfolge der Kladien unregelmäßig und nur ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Ebene festgelegt. Weiter distal werden die Kladien eines Segments jeweils in Wirtel zusammengefasst (Integrationsleistung).

Die Vermehrung der Kladien geht mit einer Aufspaltung der Coenosarkröhre der Rhachis parallel; je weiter man der Hauptsprossachse distalwärts folgt, desto mehr Coenosarkröhren, welche sich mehrmals trennen und wieder vereinigen, befinden sich im Peridermrohr; gleichzeitig vermehrt sich die Zahl der Kladien und der Zoide auf der Hauptsprossachse. Jedesmal wenn eine solche Vermehrung der Coenosarkröhren und der Anzahl der Kladien, und damit der Ebenen, worin diese sich anordnen, stattfindet, lösen sich die Wirtel auf, um weiter distal — nun eine grössere Zahl Kladien umfassend — sich erneut zu bilden.

Wir nennen diesen Vorgang innere Ramifikation einer kormidialen Sprossachse oder intrapodiale Ramifikation und die dadurch entstehende Sprossachse eine Polyrhachis. Bei

Polyrhachien, vor allem bei Komplexen mit vielen Kladiumsebenen, tritt auch meist ein Verlust der Septen, also der Segmentation auf. Polyrhachien haben immer die doppelte Anzahl Kladienebenen, als die Anzahl der Kladien pro

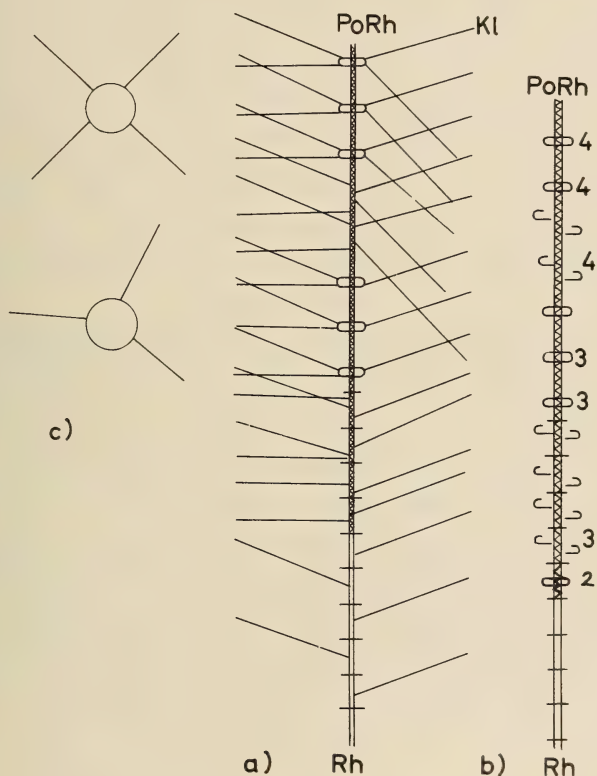


Abb. 17.

Intrapodiale Ramification = Polyrhachisbildung z.B. *Nemertesia*. a) Schema mit Kladien, b) Schema ohne Kladien, c) Querschnittsschema. Eine Zahl neben dem Wirtelsymbol bedeutet die Anzahl der Kladien pro Wirtel.

Wirtel beträgt, weil einander folgende Wirtel jeweils um den halben Winkel zwischen zwei Kladien verschoben sind.

In Schemaskizzen werden die Wirtel der Polyrhachien durch ein liegendes Oval symbolisiert; eine Zahl neben dem Oval bedeutet die Anzahl der Kladien pro Wirtel.



## DIE MONOSIPHONEN KORMOIDE

## EINLEITUNG

Die in den vorigen Kapiteln eingeführten und beschriebenen kormidialen Komplexe seien noch unter gemeinsamen Aspekten zusammenfassend betrachtet. Vorher müssen noch einige Begriffe neu eingeführt und alte exakter gefasst werden.

Monosiphones Kormoid nennen wir einen Kormuskomplex, der aus einer vom Substrat oder Basalstolon ausgehenden monosiphonen (d.h. nur aus einem Peridermrohr bestehenden) kormidialen Sprossachse und allen eventuell von dieser Sprossachse direkt oder indirekt ausgehenden weiteren Strukturen besteht. (Der Gesamtbegriff Kormoid wird später definiert werden; p. 948).

Die vom Substrat oder Basalstolon ausgehende kormidiale monosiphone Sprossachse (also die Hauptsprossachse des monosiphonen Kormoids) nennen wir Kaulus; ein Kaulus kann ein Primärmonopodium sein (auch wenn dieses sich nicht weiter verzweigt), er kann eine wie auch immer abgeleitete Rhachis, resp. Pseudorhachis oder Diplo- oder Polyrhachis sein (siehe auch p. 904: Primärmonopodialer Kaulus). Vom Kaulus abgehende, weitere kormidiale Achsen ausser den Kladien heissen monosiphone Rami (der Begriff Kladium ist auf p. 909 definiert).

Bildet ein monosiphoner Ramus weitere monosiphone Rami und diese wiederum, so reden wir von monosiphonen Rami zweiter, dritter usw. Ordnung (vgl. auch p. 904 Primärmonopodiale Rami).

DER KORMOGENETISCHE KOMPLEXITÄTS-  
UND INTEGRATIONSGRADIENT DER MONOSIPHONEN KORMOIDE

Monosiphone Kormoide können sich als mehr oder weniger autonome, in sich abgeschlossene Gebilde entlang stolonalen Sprossachsen folgen. Dabei können Kormoide niederer Komplexität und Integrationshöhe und solche, welche schon komplexer und höher integriert sind, am selben Stolon vorkommen. Die einfacheren Kormoide befinden sich am Stolon proximal, also dort, wo es seinen Ursprung hat, die komplexeren, „evoluierten“

und höher integrierten distal. Auch innerhalb kormidialer Komplexe gibt es diesen Komplexitäts- und Integrationsgradienten von proximal nach distal.

Es können sich z.B. proximal an einem Stolon monosiphone Kormoide befinden, welche nur aus einem Primärmonopodium bestehen, weiter distal solche, welche ein Sekundärmonopodium als Hauptsprossachse aufweisen, mit von diesem abzweigenden Primärmonopodien (Kladien) oder eine Sprossachse, die proximal als Primärmonopodium beginnt (Pedunculum) setzt sich distal als Rhachis fort. Dasselbe gilt für die Umwandlung von Rhachien in Diplo- oder Polyrhachien, was ja schon im Kapitel über die Diplo- und Polyrhachien erwähnt wurde. Es sind z.B. die proximalen Kauli von *Halicornaria* am Stolon Primärmonopodien, weiter distal am Stolon sind die Kauli Sekundärmonopodien (Rhachien) und noch weiter distal am Stolon sind sie Diplorhachien; oder ein Kaulus beginnt primärmonopodial um distalwärts rhachial zu werden, oder er beginnt rhachial und wird distalwärts diplorhachial.

#### DIE GENETISCHE FESTGELEGTHEIT DER TEKTONIK MONOSIPHONER KORMOIDE

Obwohl während der Kormoontogenese bei ein und derselben Art Kormoide verschiedener Komplexitäts- und Integrationsstufen gebildet werden, gibt es doch für jede Art eine erblich festgelegte Maximalausgestaltung der Kormoide. Es gibt Arten, die nur Kormoide bilden, welche Primärmonopodien sind und gar keine genetische Möglichkeit zur Ausbildung von komplexeren Strukturen haben.

Eine Art ist am typischsten in ihrer maximalen Ausgestaltung: verschiedene Arten unterscheiden sich morphologisch an kormoontogenetisch früh ausgestalteten Strukturen und Komplexen weniger als an den maximal ausgestalteten (komplexeren und integrierteren), die sich im Kormus distal befinden.

Man muss bei Beschreibungen zur Systematik und beim Bestimmen von Formen darauf achten dass man nicht Kormoide, die noch nicht "maximal" sind, als eigene Arten beschreibt, oder bei einer falschen Art einordnet, wie das sehr oft geschehen ist. Solche Fehler sind z.B. für die Verwirrung in der Systematik des

Genus *Nemertesia* verantwortlich. Man muss also für jede Art nicht nur die Maximalausgestaltung der Strukturen und Komplexe, sondern auch die kormoontogenetischen Zwischenformen beschreiben. Wir betrachten nun die art- und alters\*typischen, also genetisch festgelegten tektonischen Kriterien für die Beschreibung monosiphoner Kormoide.

1. Die maximale Grösse oder das maximale (komplexe) Alter \* des Kormoids.

Das komplexe Alter eines Kormoids ist direkt proportional seiner Grösse, respektive der Anzahl der es aufbauenden Unter-einheiten. Dabei wird eine in arttypischen Grenzen variable Grösse nicht überschritten.

2. Die Umrisslinie oder allgemeine Form des Kormoids. Durch die Länge und Anordnung der einzelnen, unter sich gleichwertigen Sprossachsen verschiedener (topologischer) Alter \* eines Kormoids wird dessen Umrisslinie bestimmt; auch sie ist alters- \* (hier das komplexe Alter des Kormoids) und arttypisch.
3. Die Qualität und Anzahl der Sprossachsen und die Art und Weise, wie sie sich folgen, d.h. der Verzweigungstyp (z.B. versal, lateral, frontal) und der Proliferationsort der untergeordneten Sprossachse, also die Anordnung aller Sprossachsen.
4. Die Stellung der gleichwertigen und ungleichwertigen Sprossachsen zueinander und im Raum, welche durch zwei art- und alterskonstante \* (hier das topologische Alter der jeweiligen Sprossachse) Winkel bestimmt ist. Die beiden Winkel sind die folgenden:

1. Der Winkel zwischen zwei (oder bei Wirteln mehreren) gleichartigen Sprossachsen, welche von einer übergeordneten Sprossachse abgehen, wobei der Querschnittsmittelpunkt der übergeordneten Sprossachse der Scheitelpunkt des Winkels ist. Dieser Winkel wird bei bilateralen Komplexen von Frontalseite zu Frontalseite der gleichwertigen Spross-

---

\* Die verschiedenen in Kormen geltenden Alterskategorien werden auf pp. 972 ff. eingeführt.

achse gemessen. Wir nennen diesen Winkel den Grundrisswinkel ( $\gamma$ ).

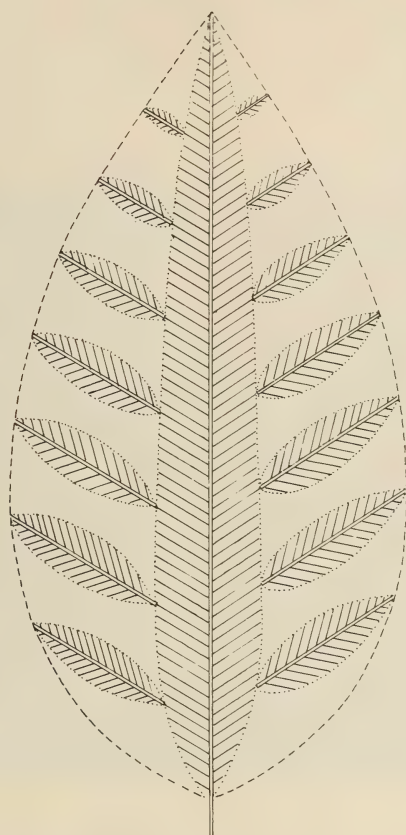


ABB. 18.

Umrisslinie eines kormidialen Komplexes 5. Ordnung (gleichzeitig Schema für ein hochintegriertes Ramifikationsmuster).

Legende: — — — — — Umrisslinie des Komplexes 5. Ordnung  
 ..... Umrisslinien der Komplexe 4. Ordnung  
 ————— Kladien und Peduncula der Rami  
 ===== Rhachien (Kaulus und Rami 1. Ordnung)

2. Der Winkel zwischen einer übergeordneten und der davon abgehenden untergeordneten Sprossachse; Scheitelpunkt des Winkels ist hier der Proliferationspunkt. Dieser Winkel wird distal vom Proliferationspunkt (auf die übergeordnete Sprossachse bezogen) gemessen; wir nennen ihn Aufrisswinkel ( $\alpha$ ).



Ist die Stellung der jeweils längs einer Sprossachse vorkommenden Grundrisswinkel zueinander durch Regeln festgelegt und die Grösse dieser Winkel konstant, so ordnen sich die untergeordneten Sprossachsen in bestimmten Ebenen an.

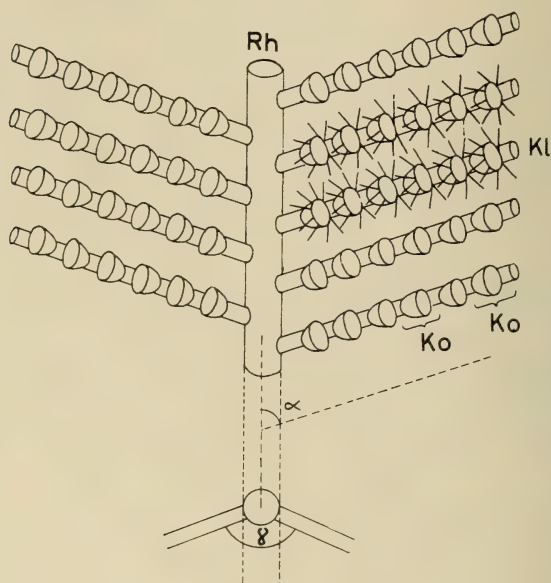


Abb. 19.

Zoidfläche eines kormidialen Komplexes 4. Ordnung (Schema).

(Bei *Streptocaulus* z.B. in einer spiraligen Ebene). Haben wir eine Rhachis mit alternierenden Kladien, so liegen jeweils die rechten und die linken Kladien je in einer Ebene; wenn alle Kladien parallel stehen und alle Frontalseiten gleich orientiert sind, entsteht eine sogenannte, aus den zwei zueinander geneigten Ebenen gebildete Zoidfläche. Der ganze Komplex aus Kaulus oder Ramus und Kladien weist also ebenfalls eine Frontal — und eine Versalseite auf. Es können Kormoide höherer Ordnung — also solche welche aus Rhachisrami aufgebaut sind — konstante Sprossungswinkel ihrer Rami aufweisen (Ramusebene), sodass wiederum eine Zoidfläche entsteht.

Die Zoidflächen stellen sich in der Regel senkrecht zu der Hauptströmungsrichtung des Wassers, sie sind also ein für oekologische Untersuchungen wichtiges Kriterium.

5. Die Krümmung der Sprossachsen. Die kormidialen Sprossachsen sind meist nicht gerade, sondern weisen ein ebenfalls

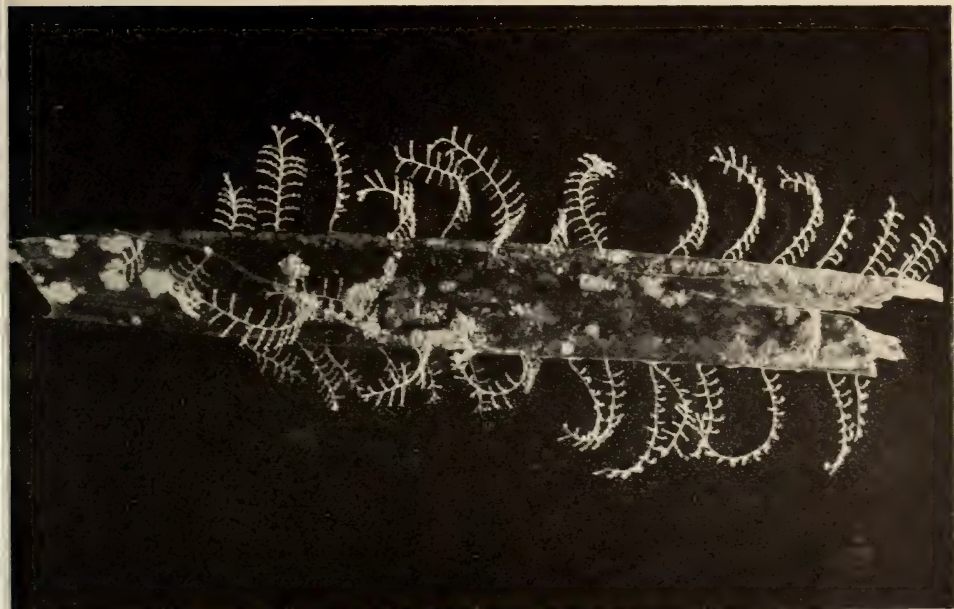


Abb. 20.

Arttypische Krümmung der Rhachien (Kauli), *Aglaophenia harpago* v. Schenck.

art- und alterstypische (topologisches Alter) Krümmung auf. In der Regel bilden die konvexen Seiten der Sprossachsen die Zoidfläche, d.h. die frontale Seite einer jeden Sprossachse ist auch die konvexe Seite. Die Krümmung einer Sprossachse ist, wie eben gesagt, alterstypisch. So kann ein Kaulus oder ein Ramus (Rhachis, Diplorhachis) in seinem distalen Teil stärker gekrümmt sein als in seinem proximalen, oder sich am Kaulus distal befindliche Kladien sind anders gekrümmt als solche, welche proximal stehen.

6. Die Verteilungsmuster der Sexualorgane im Kormoid. Auf die Verteilung der primären und accessorischen Sexualorgane im Kormoid wird im Kapitel über die accessorischen Sexualorgane und in demjenigen über die polysiphonen Kormoide näher eingegangen werden (siehe Abb. 35).

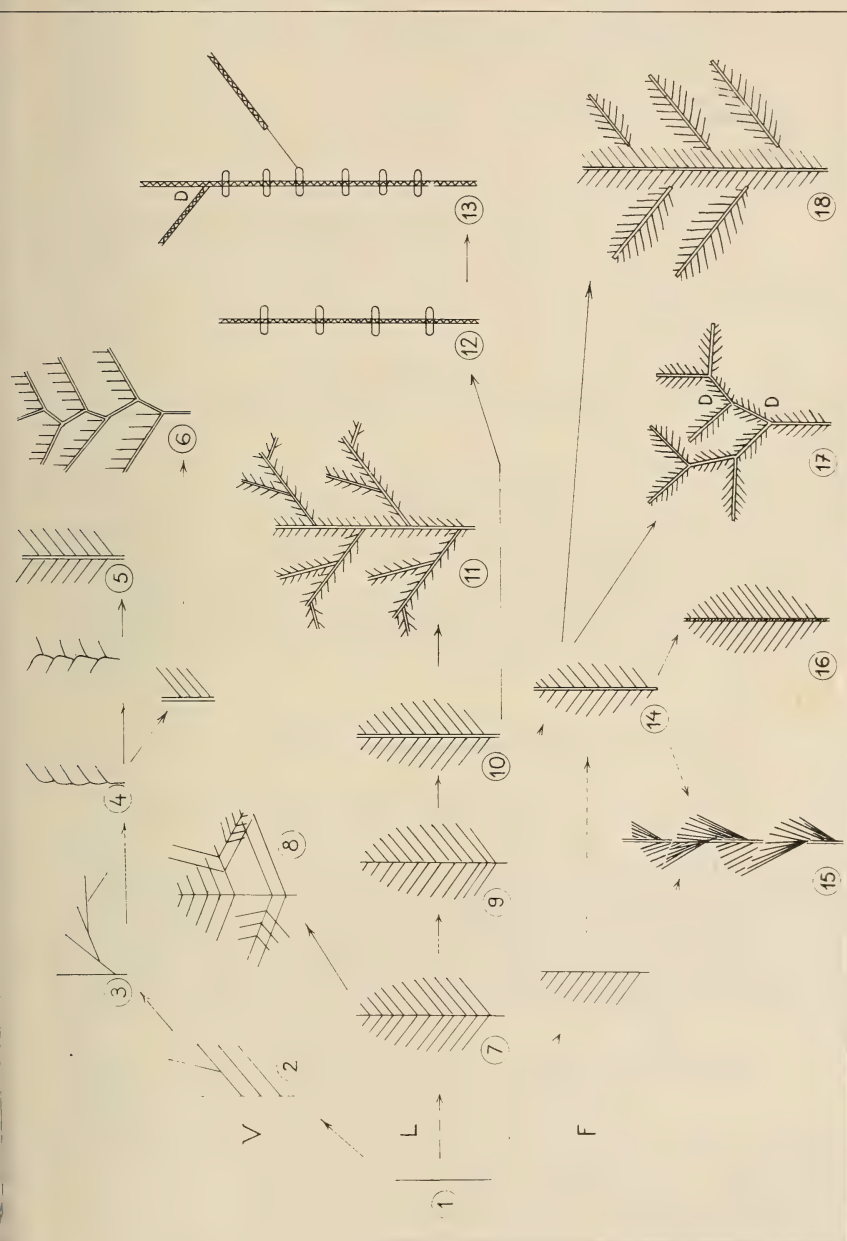
Alle diese Kriterien ergeben Hinweise für die Integrationshöhe (und somit Evolutionshöhe). So ist z.B. eine Form, welche keine geregelte Umrisslinie des Kormoids aufweist, weniger integriert als eine solche mit genau festgelegter Umrisslinie, eine Form, bei der die Abgangsstellen der Rami und deren Winkel (Grundriss-, Aufrisswinkel) arttypisch sind, die also geregelte Rami-Abstände und -Folgen zeigt (z.B. Alternation, Gegenständigkeit, Spirale), höher evoluiert als eine solche ohne diese Merkmale.

#### VERSUCH ZUR DARSTELLUNG EINER PHYLOGENETISCHEN ABLEITBARKEIT DER MONOSIPHONEN KORMOIDE

Dieses Kapitel wird bloss aus einer Tafel in Form eines unvollständigen und hypothetischen Stammbaums verschiedener monosiphoner Kormoide bestehen; dabei wird noch weiter schematisiert, indem die Zoide in der Darstellung weggelassen werden. Diese Tafel wird gerade wegen Ihres hypothetischen Wertes auch nicht kommentiert, es werden lediglich namentliche Beispiele für jedes der gezeigten Schemata in einer beigefügten Liste genannt. Die Subkomplexe sind nicht berücksichtigt. (Tf. II).

#### LISTE VON BEISPIELEN ZUR TAFEL II. (hypothetische Phylogenese der monosiphonen Kormoide)

- (1) *Antennella* Allman  
*Antennellopsis* Jaederholm
- (2) manchmal *Antennella secundaria* (Gmelin)
- (3) *Monostaechas fisheri* Nutting
- (4) „ *quadridens* Mc Crady; (det. Stechow)
- (5) „ *sibogae* Billard
- (6) „ *dichotoma* Allman
- (7) *Thecocalus plagiocampus* (Pictet)  
manchmal *Thecocalus catharina* (Johnston)



TAF. II.

Mögliche phylogenetische Ableitung der monophylogen Kormoide.

Die verwendeten Symbole sind dieselben wie in den Textabbildungen; dazu noch:

→ wahrscheinliche phylogenetische Beziehung

- - - - - mögliche phylogenetische Beziehung

Die Nummern ① - ⑮ beziehen sich auf die angefügte Liste von Beispielen.



- (8) *Thecocalus catharina* (Johnston)
- (9)     „     *buski* (Bale)
- „     *liechtensternii* (Marktanner)
- „     *polymorphus* (Billard)
- „     *concavus* (Billard)
- manchmal *Thecocalus diaphanus* (Heller)
- (10) viele *Plumularia*
- (11) *Plumularia badia* (Kchp.)
- „     *megalocephala* Allman; (det. STECHOW)
- „     *alicia* Torrey; (det. STECHOW) (Kladien erst an den Rami 2. Ordnung)
- (12) *Nemertesia antennina* (Linné)
- „     *belini* Bedot
- (13) *Nemertesia ramosa* Lamouroux
- manchmal *Nemertesia antennina* (Linné)
- (14) viele *Aglaophenia*, viele *Cladocarpus*, viele *Halicornaria*, viele *Thecocalpus*
- (15) *Streptocaulus pulcherrimus* Allman
- (16) *Halicornaria longirostris* (Kchp.) mit *Diplorhachis*
- (17) *Aglaophenia dichotoma* (Sars)
- (18) *Aglaophenia acacia* Allman
- „     *elongata* (Meneghini)
- „     *cupressina* Lamouroux
- Cladocarpus cornulus* Verril (Coll. München).

## DIE SUBKOMPLEXE

### EINLEITUNG

Unter dem Begriff Subkomplexe werden solche kormale Komplexe zusammengefasst, welche auf andere kormale Komplexe aufgestockt sind, ohne einen neuen Überkomplex zu bilden, indem sie sich in den bestehenden Komplex als Organe einordnen.

### DIE PARAKLADIEN

Als Parakladien bezeichnen wir von Kladien ausgehende weitere Kladien. Parakladien proliferieren entweder nach dem lateralen oder frontalen Verzweigungstyp, wobei es oft nicht zu entscheiden ist, ob ein Parakladium einseitig lateral oder ob es frontal gesprosst ist.

Die Potenz zur Parakladienbildung ist in den meisten Fällen auf das proximalste Kladiumsegment beschränkt. (Wir haben hier also eine analoge Erscheinung, wie wir sie für die Versalverzweigung schon kennen.)

Ein Kladium, welches ein Parakladium trägt, nennen wir Träger- oder Basiskladium.

Parakladien können ihrerseits Parakladien hervorbringen. Es entstehen so Parakladien zweiter, dritter usw. Ordnung.

Die Basisabschnitte derartiger Parakladien können eine Art (sichelsympodial aufgebauten) Pararamus bilden, ähnlich der sichelsympodialen Pseudorhachis (Semirhachis) bei der Versalverzweigung (Pseudopararamus).

Eine Art, welche solche Pseudopararami bildet ist *Nuditheca dalli* Clark.

Die Parakladienbildung steht bei den meisten Arten, hauptsächlich bei fast allen *Statopleinae* (*Aglaopheninae*) in einem Zusammenhang mit der Sexualreife. Parakladien sind nämlich meistens accessorische Sexualorgane (p. 932) und erliegen als solche oft weitgehenden morphologischen Umwandlungen; sie werden zu Metakladien.

#### DIE PARARAMI — DIE PARARHACHIS

Ausser den eben genannten aus den Proximalstrecken von Kladien und Parakladien sichelsympodial aufgebauten Pseudopararami gibt es bei *Statopleinae* monopodiale (echte) Pararami, d.h. sich anstelle von Kladien befindliche Rhachien oder Rhachien mit Peduncula, welche aber nicht wie echte Rami das Kormoid auf eine höhere Autonomiestufe erheben, sondern lediglich Organe innerhalb des Kormoids einer schon realisierten niederen Autonomiestufe bleiben. Auch solche Pararhachien sind meistens accessorische Sexualorgane und als solche umstrukturiert (Corbula-Pseudocorbularhachien pp. 334 u. 339/40).

#### DIE METAKLADIEN

Kladien und Parakladien können ihre ursprüngliche „Funktion“ und Gestalt weitgehend verlieren und zu spezialisierten Strukturen

oder Organen des Kormoids werden; solche ganz oder teilweise umgebauten Kladien oder Parakladien nennen wir Metakladien.

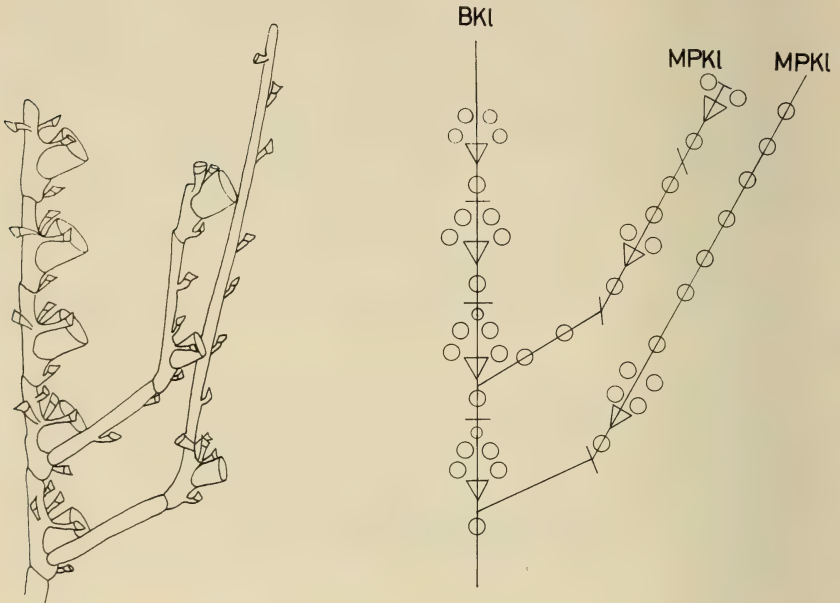


ABB. 21.

*Polyplumaria billardi* Bedot (Coll. Genève, det. BEDOT).

Kladien, welche Träger von Parakladien sind (Basiskladien), haben oft ein umgebautes Proximalsegment; das proximalste Segment ist also in der selben Weise umgebaut wie ein Rhachis-segment. Die folgenden Segmente sind wieder normale Kladium-segmente. Wir nennen ein solches Basiskladium mit umgebaunem Proximalkormidium trotzdem nicht Metakladium.

Die Bildung von Metakladien steht meistens (vielleicht immer) im Zusammenhang mit der Sexualreife. Metakladien sind accessorische Sexualorgane oder Teile von accessorischen Sexualorganen, über deren Funktion allerdings nur Vermutungen angestellt werden können (vgl. p. 944).

Unter accessorischen Sexualorganen sind hier Strukturen verstanden, welche die primären Sexualorgane, die Gonotheken resp. Gonokormidien, begleiten oder mit der sexuellen Reife auf-

treten, ohne direkt reproduktive Funktionen zu erfüllen. Sie können (müssen aber nicht) sexualdimorph sein.

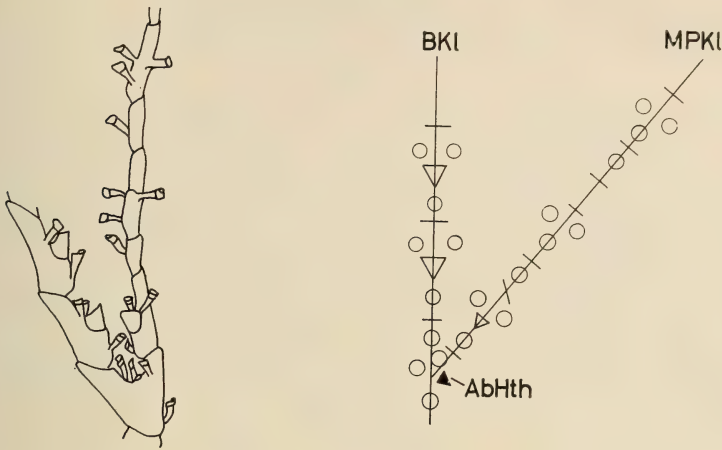


Abb. 22.

*Polypiumaria sibogae* Billard (nach BILLARD 1913).

Metakladien sind meistens Nematokladien, d.h. die Hth. werden reduziert oder verschwinden, während die Nth. bleiben und ihre Grösse oft ein Vielfaches derjenigen, die sich auf gewöhnlichen Kladien befinden, erreicht. Bei gewissen Genera und Arten wachsen Kladien oder Metakladien distal in einen Dorn aus und tragen keine Zoide mehr.

Z.b. *Acanthella* Allman und *Acanthocladium* Allman, *Lytocarpus saccarius* Allman (Abb. 24) *Cladocarpus dolichotheca* Allman (Abb. 30).

Auch Basiskladien können zu Metakladien werden, indem nurmehr ein Kormidium davon gebildet wird, welches in extremen Fällen umgebaut sein kann (Metabasiskladium).

So ist der Basisteil (p. 940) der Corbulacosta von *Aglaophenia* gebildet (Abb. 33).

Sind Kladien, Parakladien oder Metakladien spezialisierte Träger von Gonotheken (oder Gonokormidien), nennen wir sie Gonokladien.

Die Subkomplexe sind meistens accessorische Sexualorgane oder Teile von accessorischen Sexualorganen. Wir räumen diesen ein eigenes Kapitel ein.



## DIE ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE DER STATOPLEINAE

### EINLEITUNG

Im vorigen Kapitel sind Strukturen genannt worden, die sehr oft accessorische Sexualorgane oder Teile von solchen sind. Wir wollen nun solche accessorische Sexualorgane aufzählen und auf ihre mögliche phylogenetische Evolution und ihre Homologie hin betrachten. Über ihre Bedeutung für das Kormoid und den Kormus soll eine Aussage versucht werden. Unsere Betrachtung wird auf die Unterfamilie der *Statopleinae* (Allman), Billard, beschränkt, weil in dieser Gruppe die accessorischen Sexualorgane unvergleichlich viel wichtiger sind als bei den übrigen Plumulariiden.

### DIE AUSBILDUNGSFORMEN DER ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE UND VERSUCH ZUR DARSTELLUNG IHRER PHYLOGENETISCHEN ABLEITBARKEIT

Um der besseren Klarheit und Übersichtlichkeit willen stellen wir diesen Abschnitt in Form einer stark systematisierten, knappen Aufzählung der Ausbildungstypen von accessorischen Sexualorganen dar, welche durch Abbildungen und Schemaskizzen ergänzt wird. Eine Tafel (Taf. III) zeigt uns einige der aufgezählten Typen in ihrer Lage in grösseren Teilen des Kormoids sehr stark schematisiert und in einer Tafel (Taf. IV) sind die bekannten Ausgestaltungsformen von Sexualorganen in einer (supponierten und unvollständigen) Stammbaumanordnung zusammengefasst. Der Abschnitt umfasst auch eine Liste von Beispielen für jeden der aufgezählten Ausbildungstypen.

In allen Abbildungen, in den beiden Tafeln sowie in der Liste von Beispielen wird auf die in der Aufzählung verwendeten Ordnungszeichen Bezug genommen. Es sind nur prägnante Ausgestaltungstypen repräsentiert. Übergangsformen zwischen den dargestellten sind weggelassen. Die Abbildungen wurden zum Teil der Literatur entnommen und dabei oft vereinfacht oder beruhen auf eigenen Zeichnungen.

## I. Formen ohne accessorische Sexualorgane:

- a) Die Gonotheken sitzen an Kladien (Taf. III).
- b) Die Gonotheken sitzen an Kladien und Rhachien.
- c) Die Gonotheken sitzen an Rhachien (Abb. 23, Taf. III).

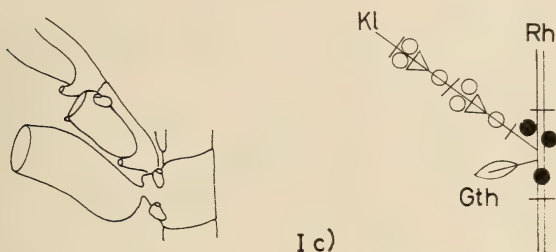


ABB. 23.

*Halicornaria vegae* Jäderholm (nach JÄDERH.). I c).

## II. Formen ohne Parakladien mit Metakladien, welche Gononematokladien sind:

- 1. Ohne Pararhachis: die Metakladien sitzen anstelle gewöhnlicher Kladien (Abb. 24, 25, Taf. III).
- 2. Mit Pararhachis: Kladien sind durch Pararhachien ersetzt (direkt oder durch Intervention von Peduncula), welche

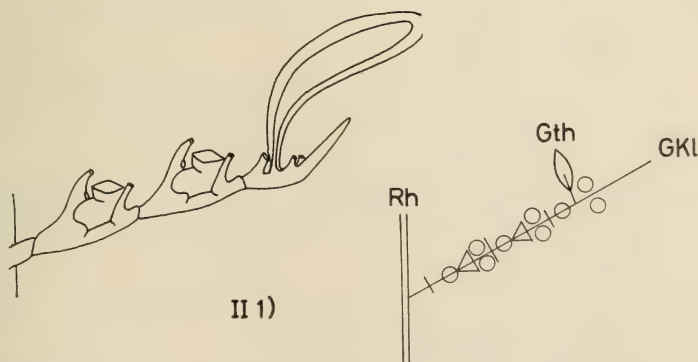


ABB. 24.

*Lytocarpus (Halicornaria) saccarius* (Allman) (nach ALLMAN). II 1)

die Metakladien tragen. Das ganze Gebilde aus Pararhachis (und evt. Pedunculum) und Metakladien nennen wir Pseudocorbula, die Pararhachis Pseudocorbularhachis. (Taf. III).

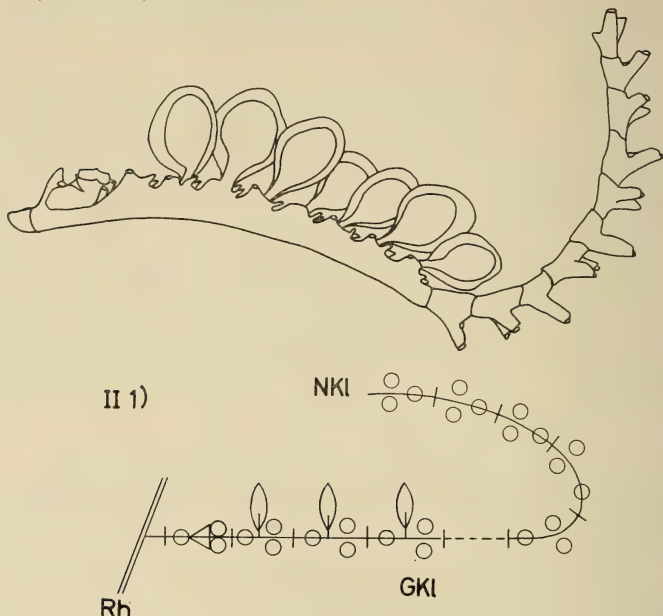


ABB. 25.

*Lytocarpus balei* Nutting (Coll. München, det. STECHOW). II 1).

### III. Formen mit Parakladien, die Metakladien, nämlich Gono-Nematokladien sind.

Die Gonotheken befinden sich also auf Parakladien. Bei allen solchen Formen sind die Basiskladien keine Metakladien sondern voll ausgebildet.

1. Ohne Pararhachis: die Basiskladien gehen von derselben Rhachis aus (Kaulus oder Ramus) wie die gewöhnlichen Kladien. Es können:
  - a) Alle Basiskladiumsegmente Metaparakladien hervorbringen (Abb. 26, Taf. III) oder
  - b) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt paarig zwei Meta-Parakladien (Abb. 27);  
oder

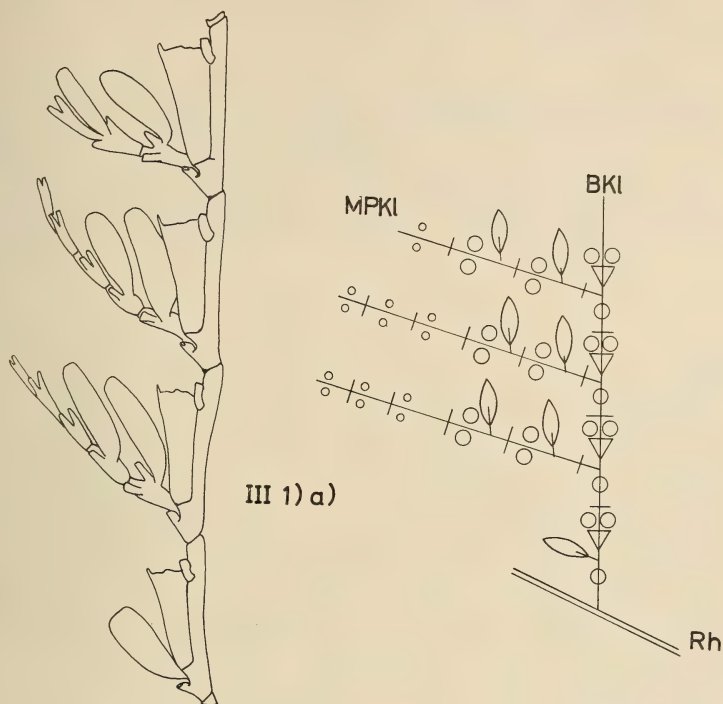


ABB. 26.

*Cladocarpella sibogae* (Billard) (nach BILLARD 1913). III 1) a).

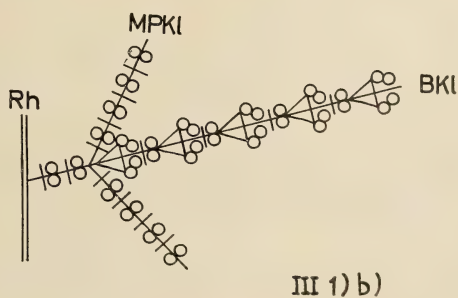


ABB. 27.

*Cladocarpus lignosus* Kirchenpauer (Coll. München, det. STECHOW). III 1) b).



- c) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium;  
oder  
d) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium 1. Ordnung, dessen sämtliche Segmente die Potenz zur Bildung von Meta-Parakladien 2. Ordnung haben. Die Gonotheken sitzen auf dem rhachisähnlichen Meta-Parakladium 1. Ordnung (Abb. 28).

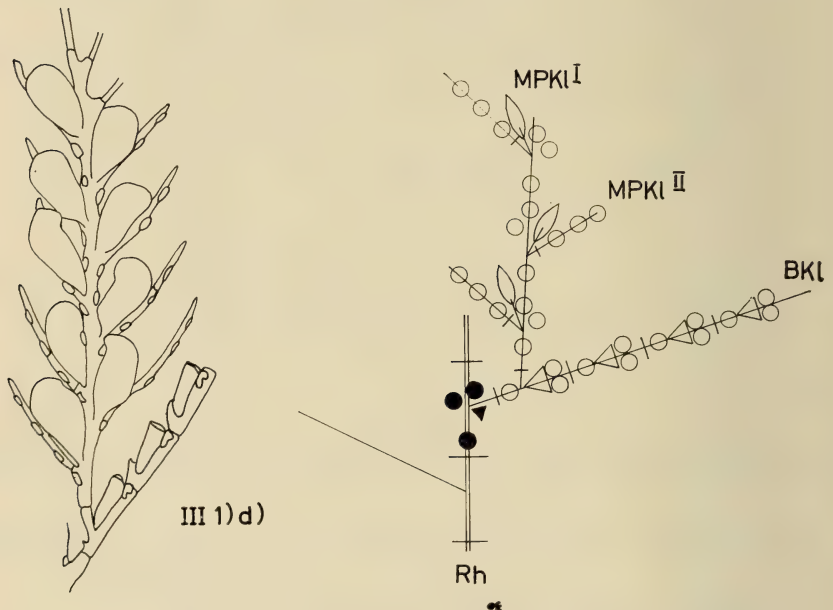


ABB. 28.

*Cladocarpus paradiseus* Allman (nach NUTTING 1900) III 1) d)

2. Mit Pararhachis: Die Basiskladien zweigten ihrerseits von einer Pararhachis ab, die anstelle eines gewöhnlichen Kladiums sässe. Es ist keine solche Form bekannt.

IV. Formen mit Parakladien, die Metakladien, aber keine Gono-  
kladien sind.

Die Meta-Parakladien sind Nematokladien, die Gono-  
theken sitzen an Rhachien.

A. Die Basiskladien sind keine Metakladien, sondern besitzen die volle Anzahl ganz ausgebildeter Kormidien (Segmente).

1. Ohne Pararhachis:

- a) Das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium.
- b) Das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium 1. Ordnung, dessen proximalstes

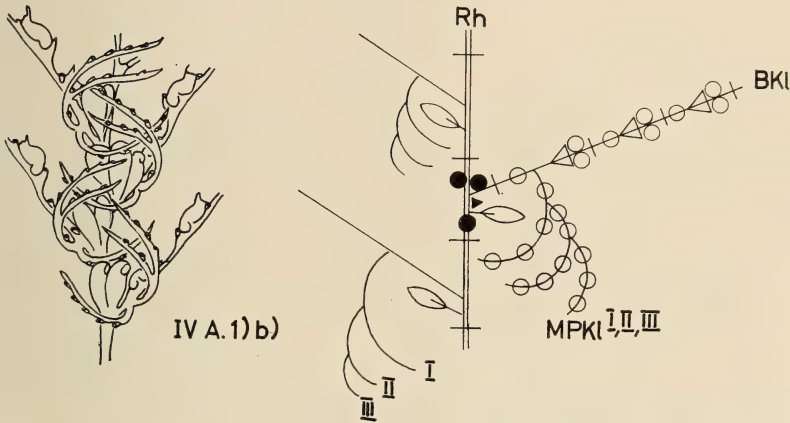


ABB. 29.

*Cladocarpus ventricosus* Allman (nach NUTTING 1900) IV A. 1) b).

Segment ein Meta-Parakladium 2. Ordnung hervorbringt. Das proximalste Segment des Meta-Parakladiums 2. Ordnung kann ein Meta-Parakladium 3. Ordnung hervorbringen usw. (Abb. 29, Taf. III).

2. Mit Pararhachis: keine Form bekannt.

B. Die Basiskladien sind Metakladien, indem die Anzahl der Segmente reduziert ist. Bei hoch evoluierten Formen (*Aglaophenia*) ist das einzige Basiskladiumsegment weitgehend umgebaut.

1. Ohne Pararhachis: die einzige mir bekannte Form ist gebaut wie IV. A. 1. b), jedoch sind die distalsten Basiskladien Metakladien mit einer reduzierten Anzahl Segmente (Übergangsform) (Abb. 30).

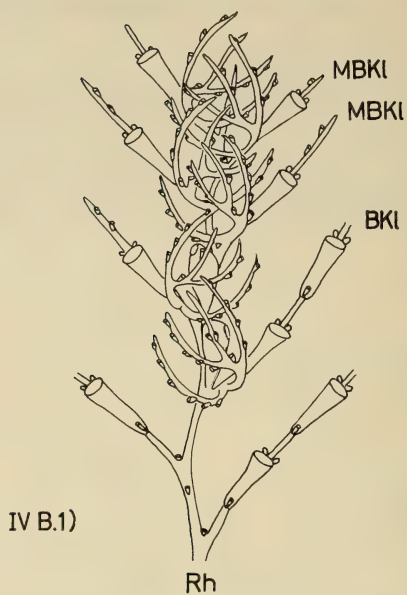


Abb. 30.

*Cladocarpus dolichotheca* Allman (nach NUTTING 1900) IV B. 1).

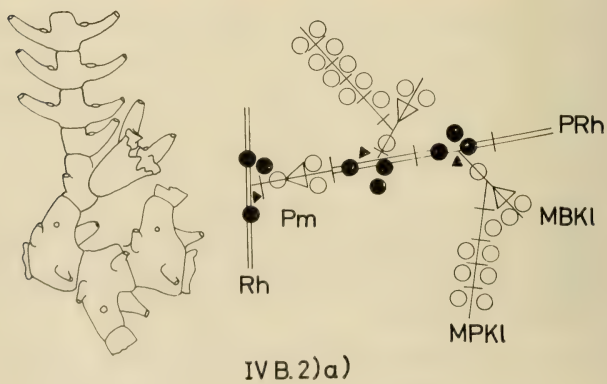


Abb. 31.

*Thecocarpus laxus* Allman (nach BILLARD 1913) IV B. 2) a).

2. Mit Pararhachis: das ganze Gebilde wird echte Corbula genannt. Die Pararhachis beginnt als Pedunculum, welches bei weniger hoch evoluierten Formen

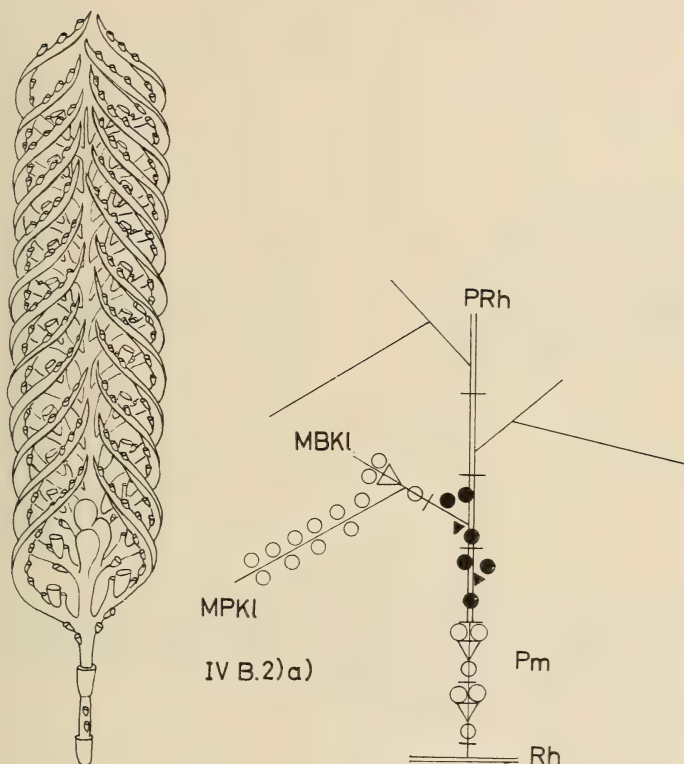


ABB. 32.

*Thecocarpus bispinosus* Allman (nach ALLMAN) IV B. 2) a).

mehrere Segmente, bei höchst evoluierten ein Segment aufweist (Taf. III).

- a) Meta-Basiskladium mit einem voll ausgebildeten Segment (Kormidium) (Abb. 31, 32).
- b) Meta-Basiskladium mit einem rudimentären, umgebauten Kormidium, dessen Zoide teilweise miteinander verschmolzen sind. Meta-Parakladium



(Nematokladium) blattartig verbreitert. Bei weiblichen Corbulae Nematokladien verwachsen (Sexualdimorphismus) (Abb. 33).

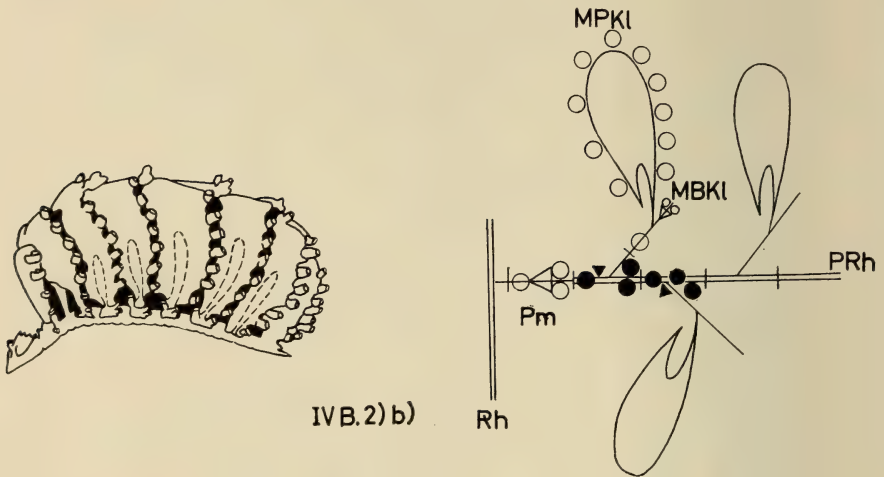


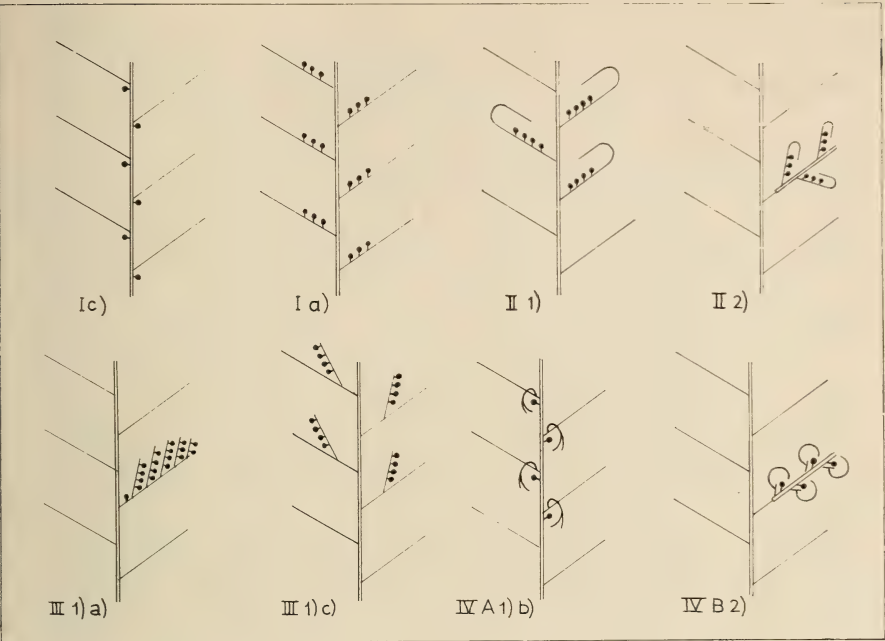
ABB. 33.

*Aglaophenia late-carinata* Allman (nach VANNUCCI 1946) IV B. 2) b).

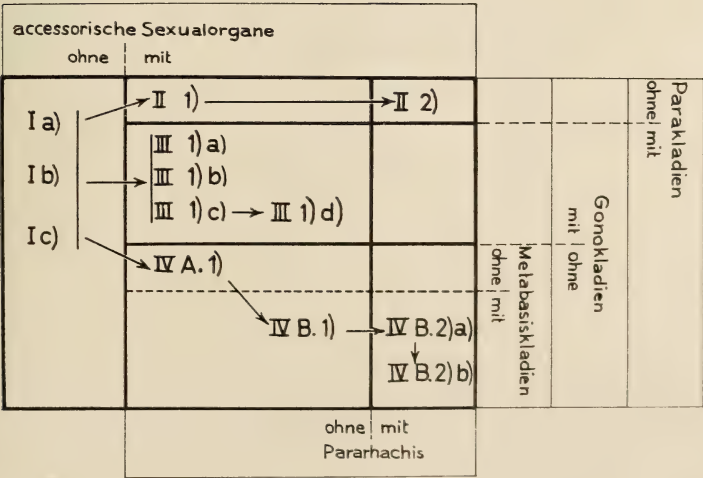
Zu Abb. 31., 32. u. 33.: MBKI und MPKI zusammen heissen Corbulacosta; MBKI allein ist der sog. Basalteil der Corbulacosta; MPKI allein ist der sog. Apicalteil der Corbulacosta. Die Gonotheken sitzen auf der Pararhachis (Corbularhachis, Gonorhachis).

Zu den unter IV. B. 2. b) genannten Corbulae sei noch Folgenden angemerkt:

Corbulae sind bei hoch evoluierten Formen sexualdimorph; es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, wollten wir dieses äusserst komplizierte Gebilde und seine Genese beschreiben. Es sei hier auf die Arbeiten von LELOUP (1932) und von FAURE (1960) hingewiesen, welche auf die Homologie und Morphologie (Leloup) und Morphogenese (Faure) gründlich eingehen. Die Teile der Corbula in der hier angewendeten Nomenklatur wurden in der Legende zu den entsprechenden Abbildungen kurz aufgezählt (Abb. 31—33).



TAF. III.  
Sexualorgane der Statopleinae Übersichtsschemata.



TAF. IV

Mögliche phylogenetische Ableitbarkeit der Sexualorgane der Statopleinae.  
→ wahrscheinliche phylogenetische Beziehung.

LISTE VON BEISPIELEN  
FÜR DIE VERSCHIEDENEN TYPEN  
VON SEXUALORGANEN

- I.     a)   *Halicornaria expansa* Jäderholm  
              *Halicornaria speciosa* Allman  
              *Halicornaria vegae* Jäderholm (Abb. 23)  
          b)   *Cladocarpus (Halicornaria) integer* Sars  
          c)   *Halicornaria bipinnata* Allman
- II.    1)    *Lytocarpus (Halicornaria) intermedius* (Billard)  
              *Lytocarpus (Halicornaria) saccarius* (Allman) (Abb. 24)  
              *Lytocarpus philippinus* Kelp.  
              *Lytocarpus phoeniceus* Busk, det. STECHOW  
              *Lytocarpus balei* Nutting, det. STECHOW (Abb. 25)  
              *Lytocarpus filamentosus* (Lamarek), det. STECHOW
- 2)    *Pleurocarpa (Lytocarpus) grandis* (Clarke)  
              *Pleurocarpa (Lytocarpus) ramosa* (Allman) 1885  
              *Pleurocarpa (Lytocarpus) ramosa* (Fewkes) 1881  
              *Pleurocarpa (Lytocarpus) clarkei* (Nutting)
- III.   1) a)   *Cladocarpella (Cladocarpus) distoma* (Clarke),  
              det. Stechow  
              *Cladocarpella (Cladocarpus) sibogae* (Billard) (Abb. 26)  
          b)    *Cladocarpus lignosus* Kelp. (Abb. 27)  
              *Dinotheca dofleini* Stechow  
          c)    *Cladocarpus pourtalesi* Verrill  
          d)    *Cladocarpus paradiseus* Allman (Abb. 28)  
              *Cladocarpus sigma* Allman  
              *Cladocarpus grandis* Nutting
- IV.   A. 1) b)   *Cladocarpus ventricosus* Allman (Abb. 29)  
                  *Cladocarpus obliquus* Nutting  
                  *Cladocarpus septatus* Nutting
- B. 1)    *Cladocarpus dolichotheca* Allman (Abb. 30)
- 2) a)    *Thecocarpus* (Abb. 31, 32)  
              b)    *Aglaophenia* (Abb. 33).

DIE BEZIEHUNG DER ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE  
ZUR ALLGEMEINEN ORGANISATIONSHÖHE IHRER KORMOIDE  
IHR MORPHOLOGISCHER MANIFESTATIONSWERT

Die Ausgestaltung eines Sexualorganes spiegelt die allgemeine Organisationshöhe seines Kormoids; es bietet uns gleichsam ein

Mass für den Koordinations- und Integrationsgrad seines Kormoids (oder des ganzen Kormus).

Je komplexer und höher evoluiert eine Art morphologisch ist, desto komplexer sind die Sexualorgane.

Bei allen Plumulariiden gibt es den Evolutionstrend zur Delegation der Sexualfunktionen an bestimmte Strukturen, also ihre Lokalisierung an bestimmte Orte im Kormus. Eine sehr frühe solche Delegierungsleistung ist die Ausbildung der Gonokormidien und deren Placierung (durch Lateral- oder Frontalsprossung) auf gewöhnlichen Kormidien. Später kann die Potenz zur Proliferation der Gonokormidien auf bestimmte Kormidien (z.B. nur die proximalsten einer Sprossachse) beschränkt werden. In Kormoiden, welche Rhachien besitzen, können oft nur die Rhachiskormidien (Rhachissegmente) oder sogar nur die Segmente bestimmter Rhachien (von Rami zweiter Ordnung z.B.) Gonophoren hervorbringen, in anderen Fällen ist die Potenz zur Gonophorenproliferation auf gewisse dazu spezialisierte Kladien, die Gonokladien, delegiert, welche dann zu Metakladien umgebaut sein können und somit accessorische Sexualorgane sind.

Eine Form, die Metakladien hervorbringt, muss man als die wahrscheinlich höher evoluierte werten, als eine, welche diese Leistung nicht zeigt. Ebenso ist eine Form (Genus oder Spezies), die eine Pararhachis ausbildet, welche einen Teil oder gar die Gesamtheit der Potenzen zur Metakladienbildung auf sich konzentriert, eine Form also, die Corbulae oder Pseudocorbulae hat, höher evoluiert und ihr Kormoid integrierter (zentrierter) als eine, bei welcher diese Potenzen noch längs einer oder mehrerer Rhachien (Kaulus, echten Rami) verteilt sind.

Es sind hier die Parallelen \* zu der pflanzlichen Blütenevolution auffällig (siehe EMBERGER 1951).

Bei vielen Genera und Species ist das Ausmass der Konzentration der Gonophoren auf dazu spezialisierte kormidiale Einzelkomplexe und der Grad der Kompliziertheit (die Komplexität und Integriertheit) eines solchen Komplexes (Organs) das einzige (sichtbare) Kriterium, das uns über die Organisationshöhe der Form oder Formengruppe (Species oder Genus) Aufschluss gibt, denn verschieden hoch evoluierte Formen sind steril in ihrem Grund-

---

\* (oder darf man von Analogien reden?)



aufbau oft nicht zu unterscheiden, und erst die Sexualorgane (ihre Verteilung und Ausbildung) manifestieren die Evolutionshöhe. Auf diese Tatsache stützt sich auch die systematische Einordnung der Statopleinae: die Genera wurden nach Kriterien, welche die Sexualorgane liefern, aufgestellt; ein steriles Specimen kann oft nicht einem Genus zugeordnet werden. Leider wurde hier oft auf äussere Ähnlichkeiten zu sehr geschaut, sodass die Statopleinae-Systematik noch revisionsbedürftig bleibt.

#### ÜBER DIE FUNKTION DER ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE

Hypothesen, welche die in dieser Arbeit als sekundäre Sexualorgane bezeichneten Strukturen, respektive Komplexe, funktionell deuten wollten, gab es des öfteren; sie sind bei BEDOT 1922 und bei LELOUP 1932 zuletzt zusammengestellt worden (siehe auch KÜHN 1914). Ich glaube, dass alle diese Hypothesen Hypothesen bleiben, solange man ausser dem, was wir den morphologischen Manifestationswert genannt haben, keine Funktion auch nur mit geringer Wahrscheinlichkeit vermuten kann.

Dass das Manifestieren der Differenzierungshöhe durch einen Organismus — bei Kormen des erreichten Integrations — und Autonomiegrades eines kormalen Komplexes — an sich eine Funktion im Dienste dieses Organismus selbst sei, darf man nicht kritiklos annehmen, aber noch viel weniger soll man eine solche Hypothese von vorneherein ablehnen oder gar aus dogmatischen Gründen sie nicht in Betracht ziehen. Es sei hier Maurice BEDOT zitiert, der vielleicht von allen Forschern, die sich mit *Plumulariiden* beschäftigt haben, am tiefsten und vorurteilslosesten in diese Probleme eingedrungen ist (Klammern u. Sperrungen von mir).

« En se basant sur l'étymologie du mot nématoclade, on a été entraîné à admettre que ces organes devaient servir à la défense. Mais, si on les compare à un hydroclade (Kladium) ordinaire, on voit qu'ils en diffèrent seulement par le fait de la disparition des hydrothèques et parfois même d'une partie des nématothèques. L'absence des hydranthes, et souvent aussi d'une partie des nématothèques, permet d'admettre qu'il existe un moins grand nombre de nématocystes dans un nématoclade que dans un hydroclade ordinaire. Or, on n'a jamais, jusqu'à présent, trouvé sur les nématoclades d'autres moyens de défense que les nématocystes.

Si l'on veut se débarrasser de toute idée préconçue, il faut reconnaître que dans un très petit nombre de cas, soit seulement chez les colonies (Kormoide) de quelques *Aglaophenia*, les phylactocarpes sont disposés de façon à permettre de supposer qu'ils peuvent avoir une utilité pour la protection des gonanges. Mais pour les autres Plumulariides, on ne peut donner aucune raison qui autorise à les considérer comme des organes de défense.

L'apparition des métaclades étant en relation avec la période de reproduction des colonies (Kormus), on doit admettre que ces organes sont des caractères sexuels secondaires (accessorische Sexualorgane).

Quelle peut être la cause de leur formation ? CAULLERY 1913 a dit avec beaucoup de raison: « Gardons-nous, en cette matière, comme en beaucoup d'autres, d'un finalisme aussi séduisant que vain. Si beaucoup de caractères sexuels jouent un rôle accessoire plus ou moins précis dans la reproduction, il n'est pas nécessaire qu'il en soit de même pour tous et il ne faut pas imaginer que leur raison d'être soit la reproduction même ».

La sélection n'a certainement joué aucun rôle dans la transformation des hydroclades en métaclades. Ce phénomène est dû, probablement, aux conditions chimiques et aux modifications que subissent les substances élaborées par l'organisme au moment de la reproduction. Des recherches expérimentales pourront seul permettre de résoudre cette question. »

## DIE KORMENBILDUNG ENTLANG STOLONALEN SPROSSACHSEN DIE STOLONALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

### EINLEITUNG

Zuerst seien kurz die im Folgenden angewendeten Grundbegriffe abgegrenzt:

Wir nennen stolonale Kormenbildung jede Ausbildung stolonaler Sprossachsen und die ihnen entlang wirkenden proliferativen Potenzen, respektive ihr Ergebnis. Die Gesamtheit aller dabei beteiligten, auseinander direkt (ohne kormidiale Intervention) hervorgegangenen und in ständiger morphologisch-physiologischer Verbindung bleibenden stolonalen Strukturen sei Stolonssystem genannt. Als Stolonverband sei die Gesamtheit aller Stolone und der von solchen ausgehenden, also stolonogenen, anderen kormalen Strukturen bezeichnet, welche morpho-

logisch-physiologisch miteinander verbunden sind. Dieser Begriff ist praktisch immer (mit Ausnahme früher Kormoontogenesestadien) dem Begriff Kormus gleichbedeutend.

### PRIMÄRSTOLONE

Stolone sind primär die asexuellen Propagationsorgane autonomer Zoide (Autozoide) oder (bei Plumulariiden immer) kormidialer Komplexe, von welchen sie basal wegproliferieren (Basal-, Horizontalstolone), um ohne innere Richtung dem Substrat folgend ihrerseits weitere Zoide resp. kormidiale Komplexe hervorzubringen, von welchen wiederum Stolone gebildet werden können. Solche Kormen sind nichtintegrierte Komplexe autonomer Strukturen, wobei die Stolone selbst zwar nicht autonom sind, aber für die ihnen übergeordneten, autonomen Strukturen jede Wichtigkeit verlieren, wenn ihre Aufgabe erfüllt ist. Nach erfolgter Propagation werden sie oft auch tatsächlich resorbiert oder sterben ab.

### ECHTE STOLONALE SPROSSACHSEN

Im Laufe der Kormophylogenese und der Kormoontogenese verschiebt sich die Bedeutung der Stolone beträchtlich. Die Stolone werden den anderen Strukturen als Kormusorgane mehr und mehr gleichwertig und schliesslich sogar überwertig. Ein erster Schritt in dieser Evolution ist die Ausbildung einer vorauswachsenden (terminalen) stolonalen Vegetationsspitze. Es bringt also nunmehr das Stolon die zoidalen oder kormidialen Strukturen subterminal hervor und nicht mehr die bereits funktionsfähigen autonomen Zoide oder Kormidialstrukturen das Stolon. (Wobei natürlich im Laufe jeder Kormoontogenese ein Frühstadium vorhanden sein muss, wo ein schon ausgebildetes, sexuell entstandenes Zoid oder Kormidium ein Stolon hervorbringt).

Die Bildung einer echten stolonalen Sprossachse (also eines terminalen stolonalen Vegetationspunktes) ist ein wichtiger Schritt zur Integrierung des ganzen Stolonverbands oder grösserer Komplexe, indem das Stolonsystem mindestens in seinen jeweils terminalen (peripheren) Abschnitten eine physiologische Einheit darstellen muss, denn mehrere in Bildung begriffene zoidale oder



kormidiale Strukturen (im Stolonssystem distal gelegen) sind auf die älteren (im Stolonssystem zentraler, proximaler gelegenen), bereits funktionsreifen (z.B. fressenden) Strukturen und damit auf die stolonale Verbindung angewiesen. Die Stolone übernehmen gleichsam die „Bauleitung“ im Kormus (Stolonverband).

Für unsere Betrachtung können wir mit solchen echten Stolonssystemen (mit schon realisierter echter stolonaler Sprossachse) beginnen. Denn es ist keine Plumulariide bekannt, die Stolone ohne vorauswachsende Vegetationsspitze hätte, es gibt also keine plumulariiden Stolonverbände, die lediglich völlig unintegrierte Komplexe autonomer kormidialer Strukturen wären, sondern es sind auch an den einfachsten Beispielen schon integrative Leistungen in der stolonalen Kormenbildung verwirklicht.

## DIE STOLONSYSTEME

Man darf annehmen, dass für die *Plumulariiden* der primäre ursprüngliche Zustand repräsentiert wird durch sich regellos verzweigende, kreuz und quer überwachsende, zweidimensional, horizontal (auf Substratebene bezogen) ausbreitende Stolonssysteme, welche in unregelmässigen Abständen unter sich physiologisch gleichwertige kormidiale Komplexe (monosyphone Kormoide) hervorbringen.

Phylogenetisch früh entwickelten sich auch vertikale Stolonssysteme.

Die hier mit horizontal, bzw. vertikal bezeichneten Wachstumsrichtungen der Stolone sind auf die Substratebene bezogen; dabei bedeutet horizontal, dem Substrat entlang wachsend, ihm folgend; — vertikal, vom Substrat wegwachsend. Die vertikalen Stolone sind von den horizontalen phylogenetisch und onotogenetisch abgeleitete, sekundäre Strukturen.

Die vertikalen Stolone entstehen in der Weise, dass Stolone entweder aneinander (sich gleichsam gegenseitig als Substrat benutzend) oder einer schon gebildeten kormidialen Sprossachse entlang in die Vertikale wachsen. Es entstehen so polysyphone Kormoide.

Die stolonale Kormenbildung teilt sich somit in zwei Fraktionen. Die horizontale stolonale Fraktion behält in den



meisten Fällen fast ausschliesslich die Funktion zur asexuellen Propagation bei, zeigt also nur schwach die Tendenz zu Integrationsleistungen und führt fast immer zu wenig integrierten Kormen. Die vertikale stolonale Kormenbildungspotenz führt zu polysiphonen Kormoiden von steigender Komplexität und zeigt starke integrierende und spezialisierende (differenzierende) Leistungen. Die beiden Fraktionen wirken gleichzeitig und relativ unabhängig (auch genetisch) voneinander, indem in der horizontalen Fraktion die asexuelle Propagation der in der vertikalen Fraktion gebildeten polysiphonen Kormoide sich abspielt.

Wir müssen hier einige ganz allgemeine Begriffe für die *Plumulariidentektonik* (vielleicht für die kormale Tektonik überhaupt) neu einführen oder genauer definieren, um die Verhältnisse in Stolonssystemen (horizontalen und vertikalen) respektive in Stolonverbänden beschreiben und diskutieren zu können. Die alten Begriffe werden belassen, wo es irgendwie angängig ist und sie nicht missverständlich sind.

Wir müssen zuerst eine klare terminologische Unterscheidung zwischen dem Gesamtkormus und den einzelnen, jeweils einen Stamm besitzenden, vertikalen Komplexen machen. Wir müssen also ein Wort einführen, womit wir diese Einzelkomplexe bezeichnen. Wir nennen eine mittels eines vertikalen Stammes vom Basalstolon oder vom Substrat abgehende kormale Einheit Kormoid, gleichgültig ob ein solches Gebilde rein kormidial aufgebaut ist oder gemischt kormidial-stolonial, gleichgültig also, ob es einen polysiphonen (stolonial-kormidial kombinierten oder rein stolonial zusammengestzten) Stamm besitzt oder einen monosiphonen, gleichgültig auch, ob dieser Stamm ramifiziert ist oder nicht.

Dieser Begriff umfasst also so verschiedene Komplexe wie ein direkt vom Basalstolon abgehendes Primärmonopodium, als auch ein komplexes Gebilde, das sich aus einem hochintegrierten polysiphonen Stamm mit komplizierten Ramifikationen aufbaut.

Ein Stolonverband kann aus vielen einzelnen, mehr oder weniger autonomen, mono- oder polysiphonen Kormoiden (und den verbindenden Basalstolonien) zusammengestzt sein, oder alle Strukturen des Stolonverbandes sind zu einem einzigen Kormoid integriert, in welchem Fall die Begriffe Kormus und Kormoid gleichbedeutend werden. Kormus bezeichnet immer den ganzen

Stolonverband, also die Gesamtheit aller zusammenhängenden Strukturen, Kormoid den kormalen Komplex, der jeweils aus einem vertikalen Stamm und allen darauf sitzenden oder davon abzweigenden Strukturen besteht, ungeachtet, wie dieser Stamm gebildet ist und wie die übrigen Strukturen angeordnet sind.

Für die Hauptachse (Stamm) der polysiphonen Kormoide setzen wir den Begriff *Stelechos*. Der *Stelechos* geht immer vom Substrat oder Basalstolon aus.

Monosiphone rein kormidial aufgebaute Stämme heissen *Kauli*. Man darf also nunmehr einen stolonally polysiphon aufgebauten Stamm nicht mehr als *Kaulus* bezeichnen. Vom *Stelechos* abgehende Sprossachsen nennen wir *Rami* (ausser den *Kladien*, den *Pararami* und den *Apicalstolonen*). Der *Ramus* kann mono- oder polysiphon, kormidial, stolonally oder kormidial-stolonally kombiniert aufgebaut sein. Er kann von stolonally oder von kormidialen (z.B. *Rhachis*) Einzeltuben eines polysiphonen *Stelechos* seinen Ursprung nehmen oder er kann einfach das Ergebnis einer Richtungsänderung einzelner oder mehrerer Tuben des *Stelechos* sein. Von einer *Rhachis* oder von einer *Diplo-* oder *Polyrhachis* abgehende Primärmonopodien nennen wir auch in polysiphonen Kormoiden *Kladien*. Wenn *Rami* sich weiter verästeln, bezeichnen wir die so entstandenen weiteren *Rami* als *Rami* zweiter, dritter, usw. Ordnung (sekundäre, tertiäre usw.). *Kormoid*, *Stelechos* und *Ramus* sind also Sammelbegriffe und sagen nichts über den inneren Aufbau, die Homologie und morphologische Wertigkeit der damit bezeichneten Gebilde aus; die so bezeichneten Komplexe müssen für Art- und Genusbeschreibung in systematischen Arbeiten jeweils weiter analysiert und auf ihren Aufbau hin untersucht und dann beschrieben werden.

## DIE INTEGRATION DER STOLONSYSTEME

Durch zunehmende koordinative und spezialisierende (d.h. integrierende und differenzierende) Leistungen entwickeln sich im Laufe der Kormophylogenese aus primitiven horizontalen und vertikalen oder kombiniert horizontal-vertikalen Stolonssystemen komplexere und integriertere.

Das schrittweise Übergehen der Autonomie von niederen kormidialen oder kombiniert kormidial-stolonalen kormalen Einheiten (Komplexen) an den ganzen Stolonverband oder höhere kombiniert kormidial-stolonale Komplexe (kormale Einheiten) manifestiert sich folgendermassen morphologisch:

1. Ausbildung von Verzweigungsregeln am Stolon, d.h. die Wachstumsrichtung der Stolone und ihre Anzahl wird mehr und mehr festgelegt.
2. Koordination der Anordnung der niederen kormalen Einheiten, (z.B. monosiphoner Kormoide oder stolonogener monosiphoner Rami) wie Parallelstellung und Einhaltung bestimmter Abstände zwischen den einzelnen stolonogenen kormidialen Komplexen sowohl in den vertikalen wie in den horizontalen Fraktionen der stolonalen Kormenbildung.
3. Spezialisierung der stolonogenen kormidialen Komplexe, Delegation bestimmter Funktionen, resp. der dazu nötigen Organe, an einzelne solche Komplexe. Praktisch handelt es sich dabei immer um primäre und accessorische Sexualorgane, welche also nurmehr auf einigen, den fertilen stolonogenen kormidialen Komplexen gebildet werden. Wir können also Fertilitätsquotienten der Stolonsysteme (eine Fertilitätsdichte) bestimmen. In hoch integrierten Stolonverbänden kommt es sogar zu richtigen Verteilungsmustern der zu Sexualorganen umgebauten stolonogenen kormidialen Komplexe im Stolon-system.
4. Die Verschmelzung von Stolonen. Es werden z.B. bei horizontalen Stolonsystemen „Stolonplatten“ gebildet und der Stolonverband erhält einen „büscheligen“ Habitus (z.B. *Plumularia virginiae* Nutting; Coll. München, det. Stechow). In den vertikalen Teilen von Stolonsystemen werden die einzelnen Stolone völlig in den polysiphonen Stamm oder die Äste integriert, und verschmelzen teilweise (vgl. p. 960).
5. Als letzter und höchster Ausdruck für die Integration und die Autonomie eines Stolonverbandes oder einzelner Teile davon hat die Ausbildung von Organen des ganzen Stolonverbandes oder einzelner polysiphoner Kormoide zu gelten, von Organen also, die eindeutig im Dienste eines ganzen autonomen Kom-



plexes — Kormus oder Kormoids — und nicht mehr einzelne Komponenten desselben stehen. Als markantestes Beispiel eines solchen Organes eines horizontalen Stolonverbandes stehe die apical-stolonale Hakenstruktur von *Aglaophenia harpago mihi*, welche als asexuelles Propagationsorgan direkt den Grundriss des Stolonsystems anlegt. Vertikale Stolonverbände (bzw. polysiphone Kormoide) sind allgemein integrierte rals horizontale (vgl. p. 948) und bieten deshalb mehr Beispiele für „Komplexorgane“, wie zu Haftwurzeln des polysiphonen Stammes (Stelechos) umgebauten Stolone (Rhizostolone) oder solche, die nur noch den Stelechos oder die Rami verstärken aber keine multiplikativen Aufgaben mehr haben (also weder direkt noch indirekt Träger kormidialer Strukturen werden).

## DIE STOLONALEN SPEZIALORGANE

### STOLONALE SPEZIALORGANE MIT MULTIPLIKATIVER FUNKTION DIE APICALSTOLONE

Viele (vielleicht alle) kormidialen Monopodien (Primärmonopodien, Rhachis, Diplo- und Polyrhachis) haben die Potenz, ihr Wachstum als Stolone fortzusetzen, d.h. es werden distal keine Segmente mit Kormidien mehr gebildet, sondern Stolone (vgl. p. 904). Ob auch Sprossachsen, welche sympodial aufgebaut sind (Pseudorhachis, sympodiale Pararami) diese Potenz haben, ist mir nicht bekannt, weil ich nie solche Arten in Kulturen gehalten habe.

Diese Apicalstolone sind asexuelle Propagationsorgane, welche vor allem für Plumulariiden auf beweglichen Substraten (Epizooen, Epiphyten, Treibgutbewohner) wichtig sind. Es werden oft sehr komplizierte Fortpflanzungsmechanismen realisiert, wobei auch andere Strukturen wie Prosegmente (Vorsegmente) kormidialer Achsen zu speziellen, im Dienste dieser Fortpflanzung stehenden Organen modifiziert sind, wie z.B. die schrägen Vorsegmente vieler Statopleinen präformierte Bruchstellen sind. Auch das Apicalstolon selbst kann morphologisch hoch spezialisiert und dem Substrat, auf dem es sich propagieren soll, adäquat angepasst sein. So hat z.B. das Apicalstolon von *Aglaophenia harpago mihi* eine streng festgelegte Hakenform mit einer lichten Weite, die der



Blattdicke der *Zostera* oder *Posidonia* entspricht; *Aglaophenia harpago* ist völlig an diese Pflanzen als Substrate gebunden. Andere

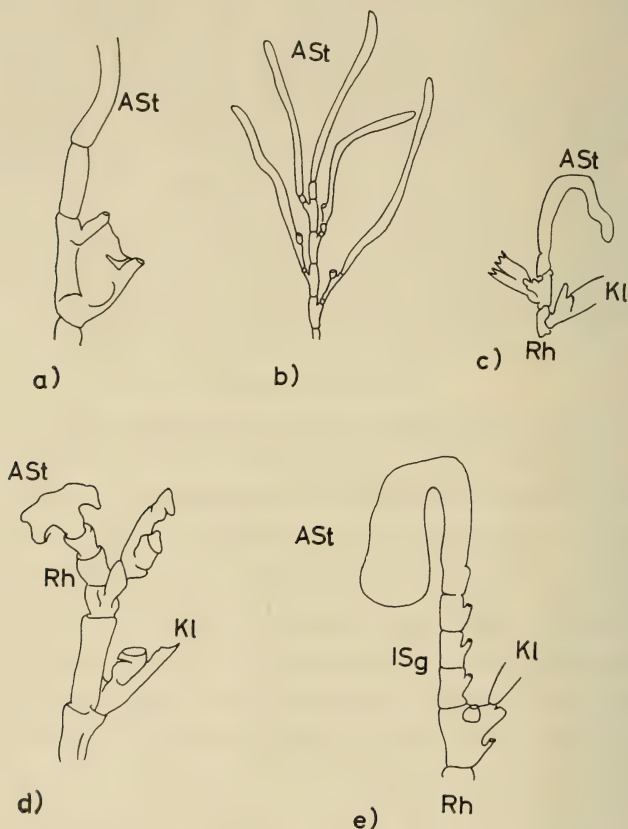


ABB. 34.

unspezialisierte Apicalstolone: a) auf Primärmonopodium: *Lytocarpus philippinus* (Kehp) (nach VANNUCCI 1946); b) auf Kladien und Rhachis: *Plumularia halecioides* Alder (nach BILLARD); c) auf Rhachis: *Aglaophenia late-carinata* Allman (nach VANNUCCI 1946).

spezialisierte: d) *Kirchenpaueria mirabilis* (Allman) forma *robusta* Stechow (nach VANNUCCI); e) *Aglaophenia harpago* v. Schenck (siehe Text p. 951).

Apicalstolone haben die Form von Haftscheiben, Ranken, Anker usw. (Abb. 34).

Solche Apicalstolone bringen je nach Integrationshöhe (Evolutionshöhe) der betreffenden Form (stolonogene) kormidiale Kom-

plexe (monosiphone Kormoide) niederer oder höherer Ordnung hervor, oder sie legen direkt Stolonsysteme, respektive deren Verzweigungsmuster an und sind dann Reproduktionsorgane des ganzen Stolonverbandes, der damit seine morphologische Autonomie manifestiert.

Die Propagation durch Apicalstolone mit Lostrennung des neuen Stolonverbands vom alten an einer präformierten Bruchstelle muss man als Fortpflanzung werten; die gleichzeitige Propagation durch Basalstolone kann je nach Autonomie des Stolonverbandes als Wachstums innerhalb dieses Verbandes oder als Fortpflanzung der den Stolonverband bildenden, mehr oder weniger autonomen, Einzelkomplexe (Kormoide) angesehen werden (vgl. p. 898).

#### STOLONALE SPEZIALORGANE OHNE MULTIPLICATIVE FUNKTION

Im Zuge der Höherintegration kormaler Komplexe kommt es zur Bildung von Spezialorganen, indem einzelne Strukturen ursprüngliche Funktionen verlieren. Bei Stolonen kann dies zum teilweisen oder gänzlichen Verlust der multiplikativen Potenzen führen. So haben schon auf ganz frühen Evolutionsstufen die Basalstolone (Horizontalstolone) vieler *Plumulariiden* die Potenz zum direkten Hervorbringen von Zoiden verloren.

Bei der Ausbildung polysiphoner Sprossachsen verlieren einige oder alle vertikalen Stolone die Potenz zum Hervorbringen kormidialer Strukturen oder sogar die Potenz, sich zu verzweigen, und dienen lediglich zum Aufbau und zur Verstärkung der polysiphonen Sprossachse (und erlauben so dem ganzen Kormoid eine Vervielfachung der räumlichen Ausdehnung gegenüber einfacheren Formen). Auf diese Tatsachen wird im Kapitel über die polysiphonen Kormoide noch näher eingegangen werden.

Auch Apicalstolone können an polysiphonen Sprossachsen mitwirken, indem z.B. primärmonopodiale, kormidiale Nebensprossachsen (Kladien, Parakladien) Apicalstolone bilden, welche der kormidialen Hauptsprossachse (es handelt sich dabei immer um Polyrhachien mit Wirtelbildung) entlangwachsen (es werden natürlich nur sich an Polyrhachien proximal-befindliche Kladien solche Siphone bilden). Es gibt Vertikalstolone, welche alle Potenzen bewahrt haben, solche, die nur noch weitere Stolone hervor-

bringen (also sich verzweigen) können, und solche, welche überhaupt nur noch eine Verstärkerfunktion erfüllen.

Eine weitere Spezialisierung, welche Stolone betrifft und ebenfalls an polysiphonen Kormoiden auftritt, ist die Ausbildung von Rhizostolonen. Das sind Strukturen, die den Stelechos eines Kormoids (der in einzelnen Fällen über Meterhöhe erreichen kann) im oder am Substrat zu verankern haben. Diese Rhizostolone können sich von Horizontalstolonen (Basalstolonen) oder von Vertikalstolonen abzweigen oder als Apicalstolone der proximalsten Kladien ihren Anfang nehmen. Sie können sich vielfach verzweigen, miteinander verschmelzen und bilden oft ansehnliche „Wurzelballen“.

Bei *Aglaophenia parasitica* Warren bekommen die Horizontalstolone zusätzlich zur multiplicativen und Haltefunktion die Aufgabe, Nährstoffe aus der Substratpflanze zu ziehen.

## DIE POLYSIPHONEN KORMUSKOMPLEXE DIE VERTIKALEN STOLONSYSTEME

### EINLEITUNG

Wir betrachten nun die verschiedenen Möglichkeiten, nach denen polysiphone Komplexe gebildet werden, und einige ausgesuchte Beispiele von polysiphonen, vertikalen Stolonkomplexen.

Statt langer Beschreibungen werden im Folgenden stark schematisierte Skizzen von Stelechi resp. polysiphonen Rami und deren Ramifikationen gezeigt in der Reihenfolge steigender Komplexität; die kormidialen Details (Kormidien, Zoide, Segmente kormidialer Achsen usw.) werden dabei nicht berücksichtigt. Dabei wird für die Symbolisierung stolonaler Strukturen ein schwarzer für diejenigen der Rhachien ein roter, der primären Monopodien ein grüner Strich verwendet (Taf. V).

Es sei hier noch angemerkt, dass es mir bei einigen Arten nicht gelungen ist, die morphologische Wertigkeit der Polysiphonie abzuklären. Es handelt sich dabei um Formen, wo die accessorischen Stelechos- oder Ramustuben (welche keine kormidialen Achsen hervorbringen, sondern nur zur Verstärkung dienen) Nematotheken tragen, aber unsegmentiert sind, also als eine Art Zwischenform

zwischen stolonalen und kormidialen Sprossachsen erscheinen so z.B. bei *Aglaophenia plumifera* Kchp. (Coll. München, det. STECHOW). Auch viele Thecocarpusarten weisen solche accessorischen Tubi mit Nth.<sup>1</sup> auf, hier kommt noch eine sehr seltsame, schräge Segmentation dazu, welche alle Tubi des Stelechos umfasst, die abzuklären mir ebenfalls nicht gelang. Um zu Aussagen über diese Strukturen zu kommen, sind ausführliche kormoontogenetische Untersuchungen nötig (vgl. auch dieselbe Seite unten).

## DIE MÖGLICHKEITEN ZUR BILDUNG VON POLYSIPHONEN SPROSSACHSEN

### REIN STOLONALE POLYSIPHONE SPROSSACHSEN

Wenn mehrere Stolone aneinander in die Vertikale wachsen, entsteht eine polysiphone Sprossachse. Eine solche Sprossachse wird zum Träger kormidialer Strukturen, indem entweder jeder Stolonstube in Verlängerung seiner eigenen Achse eine kormidiale Sprossachse hervorbringt oder indem die kormidialen Sprossachsen (wie bei Horizontalstolonen) seitlich wegproliferieren.

Beispiele: Genus *Corhiza* Millard (Taf. Va).

*Thecocalus valdiviae* Stechow (Taf. Vb).

### REIN KORMIDIALE POLYSIPHONE SPROSSACHSEN

Theoretisch besteht die Möglichkeit, dass kormidiale Sprossachsen zusammengefasst werden; ob diese Möglichkeit je realisiert wurde, können wir nicht sagen, vielleicht sind aber diejenigen polysiphonen Stämme und Rami, bei denen die accessorischen Tubi mit Nth.<sup>1</sup> besetzt sind, auf diese Weise interpretierbar.

Die Potenz zur Kladien- resp. Ramusbildung wäre dann an einen Haupttubus (Haupttrachis) delegiert werden und die accessorischen Tubi hätten diese Potenz eingebüßt und wären so nurmehr Verstärker des Haupttubus, dem Kormoid so ein viel höheres Wachstum erlaubend.

<sup>1</sup> Ob diese sog. Nematotheken wirklich Nth sind, wird hier nicht entschieden.



## KORMIDIAL-STOLONAL KOMBINIERTE POLYSIPHONE SPROSSACHSEN

Wenn eines oder mehrere Stolone einer komidialen Sprossachse (praktisch handelt es sich dabei immer um eine Rhachis oder Polyrhachis, von Stolonen begleitete Primärmonopodien sind nicht bekannt) folgen, entstehen kormidial-stolonale kombinierte Sprossachsen; nach diesem Prinzip sind die meisten polysiphonen Kormoide aufgebaut (Taf. V *c, d, e*).

Es gibt Formen, wo so gebildete, unramifizierte Kormoide der Endzustand (Maximalausgestaltung) sind; der Stelechos solcher Kormoide besteht aus einem kormidialen, segmentierten Haupttubus (Rhachis, Polyrhachis), der Kladien hervorbringt und der von stolonalen unsegmentierten accessorischen Tuben begleitet ist, die keine multiplikative Potenz haben, sondern lediglich eine Verstärkerfunktion erfüllen.

DIE VERZWEIGUNGEN (RAMIFICATIONEN)  
POLYSIPHONER SPROSSACHSENDIE UNECHTE RAMIFICATION REIN STOLONALER POLYSIPHONER  
SPROSSACHSEN — DIE PSEUDORAMIFICATION

Von Pseudoramification reden wir, wenn eine polysiphone Achse bildende stolonale Tuben sich trennen, indem sie in verschiedene Richtungen weiterwachsen und die ursprüngliche Achse sich so in (unter sich morphologisch gleichwertige) sekundäre Achsen gabelt (Taf. V *a, b*).

Eine derart entstandene Achse nennen wir Pseudoramus.

## DIE STOLONOGENE RAMIFICATION POLYSIPHONER SPROSSACHSEN

Wenn stolonale Tuben einer kombiniert kormidial-stolonalen polysiphonen Sprossachse ihre Multiplikationspotenz bewahren und ihrerseits seitlich Kormidialsprossachsen hervorbringen, nennen wir den Vorgang stolonogene Ramification (der Vorgang ist der Proliferation von monosiphonen Kormoiden aus Horizontal-

stolonen durchaus homolog). Die so gebildeten kormidialen Sprossachsen können ihrerseits wiederum von Stolonen begleitet sein, welche ebenfalls ihre multiplikative Potenz bewahrt haben, sodass der Ramifikationsvorgang mehrmals wiederholt wird und Rami xter Ordnung entstehen.

Diese Ramificationsart ist insofern nicht eine einheitliche, als durch die eben gegebene Definition nur die Herkunft des kormidialen Tubus (Rhachis, Polyrachis) bestimmt ist; die stolonalen Tuben, welche den kormidialen Tubus begleiten, können ganz verschiedener Herkunft sein. Die Möglichkeiten seien lediglich skizziert (stark schematisiert) (Taf. V c).

#### DIE KORMIDIALE RAMIFICATION POLYSIPHONER SPROSSACHSEN

Die für monosiphone Kormoide beschriebenen kormidialen Ramusbildungen nach dem lateralen und dem frontalen Modus kommen auch in polysiphonen Kormoiden zur Anwendung. Das Prinzip solcher Ramusbildungen sei kurz repetiert: einzelne von einer Rhachis ausgehende Kladien wandeln sich nach distal ihrerseits in eine Rhachis um, welche Kladien hervorbringt (wir nennen den primärmonopodialen proximalen Teil eines solchen Ramus Pedunculum). Es kann auch eine Ramusrhachis direkt von einer übergeordneten Rhachis ausgehen, wobei sie ein Kladium ersetzt oder sämtliche Segmente einer Rhachis bringen nurmehr Rhachien und keine Kladien mehr hervor.

In polysiphonen Komplexen verteilen sich die die alte (übergeordnete) Rhachis begleitenden stolonalen Tuben entweder, indem ein Teil der alten, ein Teil der neuen Rhachis folgt, oder sie verzweigen sich einzeln, indem von Stolonstuben, die die alte Sprossachse begleiten, Sekundärstolone wegproliferieren, oder die neue Rhachis bleibt unbegleitet, der Ramus ist also monosiphon. Wir geben auch hier lediglich Schemaskizzen zur Illustration der Möglichkeiten (Taf. V d).

Bei diesem Verzweigungstyp haben also die Vertikalstolone keine Potenz zum Hervorbringen von Kormidialstrukturen, sondern sie bringen allenfalls weitere Stolone hervor; es sei hier aber festgestellt, dass der stolonogene und kormidiale Ramifikationstyp bei ein und derselben Art miteinander verwirklicht sein können.

### DIE STOLONAL-DICHOTOME RAMIFICATION POLYSIPHONER SPROSSACHSEN

Dieser Ramificationsmodus ist nur in einem hoch differenzierten Beispiel bekannt: in der Münchner Sammlung befindet sich eine von STECHOW (wohl zu Unrecht) als *Halicornaria expansa* Jäderholm bestimmte *Statopleinen* art. Sie ist folgendermassen aufgebaut.

Eine Rhachis ist von einer ungeraden Anzahl Vertikalstolonen begleitet, eines dieser Stolone gabelt sich in einem bestimmten Winkel in zwei Sprossachsen; je die Hälfte aller anderen Stolone folgen diesen neuen Achsen, die Rhachis wächst monosiphon (ohne Begleitstolone!) noch ein Stück weiter und stellt dann ihr Wachstum ein. Die beiden aus der Dichotomie entstandenen Stolone wandeln sich je in eine Rhachis um, und der Vorgang wiederholt sich: eines der Begleitstolone gabelt sich, die restlichen Begleitstolone verteilen sich hälftig auf die beiden so entstandenen Achsen, die alte Rhachis wächst ein kurzes Stück monosiphon weiter, während sich die die beiden neuen Sprossachsen anführenden Stolone ihrerseits in Rhachien verwandeln, also kormidial werden. Diese Verzweigung wiederholt sich einigemale (Taf. V e).

### DIE INTEGRATIVEN LEISTUNGEN IN POLYSIPHONEN KORMOIDEN

Die Integrationshöhe einer Form manifestiert sich auch bei polysiphonen Kormoiden morphologisch. Neue, grössere Komplexe umfassende Symmetrien werden ausgebildet, es kommt zur Spezialisierung einzelner Strukturen oder Komplexe zu Organen im Dienste des ganzen Kormoids, welche an bestimmte Orte gebunden sind.

### DAS ANLEGEN VON RAMIFICATIONSMUSTERN

Mit steigender Integrationshöhe einer Form werden die sich im Kormoid abspielenden Ramifikationen (welchen Typs auch immer) geregelter, festgelegter.

Die Ramifikation manifestiert ihre Zugehörigkeit zu einem allgemeinen Muster durch zunehmende Konstanz folgender Einzelkriterien:

1. Des Winkels zwischen Stelechos und Rami und zwischen Rami niederer und höherer Ordnung, also des Aufrisswinkels.
2. Der Ordnung der Rami im Raum, z.B. Ausbildung von Spiralen, von „Ramusebenen“, Zoidflächen, etc., also der Grundrisswinkel.
3. Der Folge der Rami untereinander, z.B. Links-rechts-Alternation der Rami, Gegenständigkeit, etc.
4. Der Ramusabstände.

### DIE AUSBILDUNG VON UMRISSMUSTERN DES KORMOIDS

Hochintegrierte Kormoide gelangen zu immer vollkommeneren, das ganze Kormoid umfassenden Symmetrien, welche einerseits (wie oben gezeigt) durch mehr und mehr festgelegte Ramifikationsmuster, andererseits durch die Ausbildung eines bestimmten „Umrisses“ des Kormoids mit einer geometrisch festgelegten art- und alters \*-typischen Umrisslinie entstehen.

Die Umrisslinie resultiert daraus, dass die Länge eines Ramus durch seine Lage im Kormoid und damit durch sein sogenanntes topologisches Alter \* bestimmt ist, und sich die verschieden langen Rami im Kormoid (eines bestimmten komplexen Alters) \* in für dieses ebenfalls art- und alters \*-typischer Weise folgen.

Experimentell-morphogenetische Untersuchungen müssen einsetzen, um das Entstehen der Umrisslinie physiologisch zu erklären.

Sie dürfte eine Resultante der sich gegenseitig inhibierenden Restaunomien der verschiedenen Sprossachsen bestimmter topologischer Alter \* sein.

### DIE AUSBILDUNG VON VERTEILUNGSMUSTERN DER SEXUALORGANE

In hochorganisierten polysiphonen Kormoiden werden die Sexualorgane (wie Corbulae, Pseudocorbulae usw.) in arttypischer Weise placiert. Auf die Bildung und Homologie der Sexualorgane

---

\* Einführung der in Kormen vorkommenden Alterskategorien siehe p. 972/3.



selbst wurde in einem früheren Kapitel eingegangen (pp. 932 ff.); hier wird nur ihre Verteilung im Kormoid diskutiert.

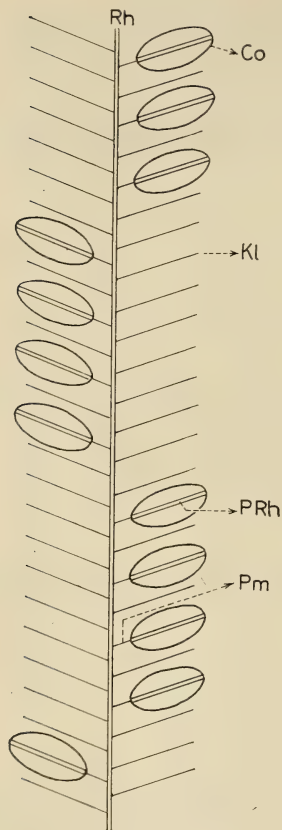


ABB. 35.

Verteilungsmuster von Sexualorganen (Corbulae) im Kormoid (monosiphones Kormoid) *Aglaophenia latirostris* Nutting (Coll. München, det. STECHOW).

Die Verteilung der Sexualorgane wird mit steigender Integrationshöhe mehr festgelegt, erhält schliesslich den Wert eines festen Musters. Dem evolutiven Trend zur Delegierung der Sexualität wird dabei noch weiter entsprochen. Es werden z.B. in regelmässiger Linksrechtsalternation jeweils in festgelegten Abständen untereinander in bestimmten Regionen des Kormoids stolonogen abzweigende Corbulae gebildet.

Eine solche Corbula sitzt also wie ein echter stolonogener Ramus direkt auf einem Stolon, ist also einem monosiphonen Kormoid in einem horizontalen Stolonsystem homolog; hier ist gleichsam ein auf einer früheren Evolutionsstufe autonomes Gebilde (monosiphones Kormoid mit Rhachis als Kaulus) zu einem Organ (Corbula mit Gonorhachis als Pararamus) in einem Autonomon höherer Ordnung (polysiphones Kormoid mit stolonogenen Ramifikationen) geworden. Bereits zeichnet sich auch schon die Tendenz zu noch höherer Integration daran ab, dass auch diese Corbulae bereits wieder musterweise an bestimmten Stellen des Kormoids zusammengefasst werden.

#### DIE VERSCHMELZUNG VON PRIMÄR GETRENNTEN STRUKTUREN ZU EINHEITLICHEN KORMOIDORGANEN

Bei hochintegrierten Sprossachsen verschmelzen die sie bildenden Einzelsiphone (Einzeltuben) miteinander, indem das Peri-

derm stellenweise autolysiert wird und die Ectodermschichten (in extremen Fällen vielleicht sogar die Entodermschichten benachbarter Siphone streckenweise ineinander aufgehen. Die höheren Grade der Integration dürften physiologisch von solchen strukturellen Änderungen abhängig sein.

## KORMOGENETISCHE GESETZMÄSSIGKEITEN UND REGELN FÜR DIE PLUMULARIIDEN

### EINLEITUNG

Es soll im Folgenden versucht werden, die im beschreibenden Teil dieser Arbeit geschilderten Strukturen und Phänomene in einem allgemeineren Zusammenhang zu betrachten und die Gesetzmässigkeiten ihres Auftretens, sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch zu formulieren (dies auch mit dem Bestreben nach möglichen theoretischen Folgerungen über die *Plumulariiden* hinaus).

Die einzelnen Abschnitte werden sich inhaltlich überschneiden, denn die hier zu schaffenden Kategorien und darzustellenden Gesetzmässigkeiten sind ja nur Teilaspekte eines einzigen Grundphänomens — der Kormogenese. Um zum Verständnis dieses Grundphänomens zu gelangen, müssen wir es zuerst als ein Grundproblem erkennen und zu formulieren versuchen. Von einer solchen Formulierung sind wir noch weit entfernt, und wir sind vorläufig darauf angewiesen, die grundsätzliche und generelle Frage nach dem Wesen der Kormogenese in ihre Teilaspekte aufzugliedern. Das zentrale Problem müssen wir von möglichst verschiedenen Seiten her und mit wechselnden Argumenten anpeilen, um schrittweise vorerst Teilantworten zu finden.

Dadurch, dass wir die Einzelprobleme ausbreiten und in Beziehung setzen, gelangen wir zu präziseren Fragestellungen und damit zu einfacheren Versuchsanordnungen für Experimente, sodass diese Kapitel neben dem theoretischen Interesse, das sie bieten, auch als eine Art Auslegeordnung von Möglichkeiten zu Arbeitshypothesen für Experimente verstanden sein wollen.

## DIE PRIMÄREN GESETZMÄSSIGKEITEN DER KORMENBILDUNG

Die ganze Familie der Plumulariiden steht auf Evolutionsstufen, wo die in diesem Kapitel zu nennenden primären Kormenbildungsgesetze gar nicht mehr sichtbar sind. Wir müssen aber annehmen, dass phylogenetische Vorläufer der Plumulariiden, auf die hypothetisch geschlossen wird, Evolutionsstufen durchlaufen haben, wo ihre kormale Organisation auf solchen primären Gesetzmässigkeiten beruhte.

Wenn wir (wie das allgemein geschieht) annehmen, dass an der phylogenetischen Basis von kormalen Tieren Solitärformen stehen, also die Bildung von Kormen als evolutiv sekundäre Phänomene zu werten sind, müssen wir für unsere Betrachtungen mit solchen (als Plumulariidenverfahren) hypothetischen Solitärformen beginnen. Ein Specimen einer Solitärform muss ein autonomes Gebilde sein, welches alle vitalen Ansprüche und Funktionen selbst erfüllt. Wir nennen ein solches Gebilde Autozoid.

Solitäre Autozoide können sich asexuell durch Knospung (Proliferation) vermehren. Wenn sich nun die von einem Autozoid hervorgebrachten weiteren Zoide nicht mehr von jenem ablösen, sondern lebenslänglich verbunden bleiben und ihrerseits Zoide hervorbringen, welche auch in Verbindung bleiben, entsteht additiv ein vorerst unintegrierter Primärkormus.

Die Zoide eines nicht integrierten (unzentrierten) Primärkormus sind nicht mehr solitär, aber noch immer Autozoide, d.h. jedes ist in sich Träger aller Vitalpotenzen.

Ich möchte vorschlagen, den Vorgang des fortgesetzten Hervorbringens von miteinander in Verbindung bleibenden homomorphen und isopotenten, also nicht integrierter, kormaler Strukturen (wie Autozoide) oder kormaler Komplexe, kormale Multiplikation oder kormale Seriation zu nennen.

Ein nicht integrierter Primärkormus ist also die Gesamtheit von miteinander dauernd verbundenen Autozoiden (und der sie eventuell verbindenden Strukturen wie Stolonen). Die einzelnen Zoide sind wirklich autark in dem Sinn, dass man jederzeit ein Zoid aus dem Kormus lösen kann und es dabei voll lebensfähig bleibt und jederzeit mit der Kormenbildung beginnen kann. Ein

unintegrierter Primärkormus ist also voll regenerationsfähig; jedes seiner Zoide hat die Tendenz und das Bestreben, seinerseits einen Kormus zu bilden (Autozoid).

Die asexuelle Fortpflanzung von Solitärzoiden wie von kormalen Autozoiden ist ein nie endender Vorgang — nicht integrierte Kormen sind deshalb potentiell in ihrer Grösse nicht eingeschränkt und unsterblich. Die Grenzen, die ihrer Ausdehnung gesetzt sind, sind nur milieubedingt und nicht genetisch festgelegt (vgl. p. 971). Wir werden auf die Wachstums- und Alters- (Seneszenz-) probleme bei Kormen in einem eigenen Kapitel eingehen (pp. 971-74 ff.).

### AUTONOMIEVERLAGERUNG UND FRAKTIONIERUNG IN DER KORMOGENESE

Die weitere Evolution eines kormalen Organismus beziehungsweise einer kormalen Seriation (Multiplikation) ist in zwei Richtungen denkbar:

1. Das Ausmass der kormalen Seriation wird spezifisch festgelegt, es kann also ein genetisch bestimmtes Maximum nicht überschreiten (vgl. pp. 921 ff. und pp. 958 ff.). Ausserdem wird die Organisation intensiviert, d.h. die seriierten Einzelemente werden in einen übergeordneten Plan eingefügt (integriert). Diese Möglichkeit bezeichnet man als Individualisierung; den Vorgang der Unterordnung von primär autonomen Teilen in ein sekundär autonomes Ganzes möchte ich ganz allgemein als Autonomieverlagerung bezeichnen.

Sichtbarer Ausdruck des Autonomieverlustes der Unter-einheiten ist ihre Einordnung in ein allgemeines Wachstumsmuster; das Wachstum des Überkomplexes wird strikter festgelegt, es bilden sich bestimmte, hereditär determinierte Anordnungen (Symmetrien und Muster) der Einzelemente oder Unterkomplexe aus. Beispiele von Primärkormen mit weit fortgeschrittener Autonomieverlagerung finden wir unter den *Siphonophoren*.

2. Die Kormenbildung extensiviert sich, indem sie sich teilt und zum Beispiel neuen Sprossachsen entlang wirksam wird (vgl. pp. 904 ff. und pp. 947 ff.).



Diesen Sachverhalt der Aufspaltung kormogenetischer Potenzen nenne ich Fraktionierung der Kormogenese, die daraus resultierenden Teilpotenzen Fraktionen der Kormogenese.

Wir reden von Fraktionierung der Kormogenese jedesmal dann, wenn eine neue Kategorie von Sprossachsen auftritt. Man gelangt zu diesem Begriff also auf vergleichend-tektonischem Weg; in der Kormoontogenese sind die Fraktionen oft etwas verwischt oder in der chronologischen Reihenfolge verändert.

Fraktionierung und Autonomieverlagerung können gleichzeitig den selben Organismus betreffen. Die beiden Prinzipien stehen in einer Art Wechselspiel, wobei die Betonung auf der einen oder andern Seite liegen kann. Aus diesem Wechselspiel entstehen Kormen immer höherer Ordnung. Die *Plumulariiden* bieten dafür wahrscheinlich das anschaulichste Studienmaterial: hier haben (je nach Art oder Gattung) bis etwa zehn mehr oder weniger wichtige Fraktionierungen und die entsprechende Anzahl mehr oder weniger weitgehender Autonomieverlagerungen zu Autonomiestufen (kormalen Einheiten) etwa zehnter Ordnung geführt.

Wegen der vielen Fraktionierungen einerseits und der Unvollständigkeit der Autonomieverlagerungen andererseits entstehen extrem extensiv geformte, pflanzenähnliche Gebilde. (Weil die Autonomieverlagerungen hier nie vollständig sind, kommt es nicht zu Komplexen, die man als Individuen bezeichnen könnte, und die Untereinheiten bewahren sich weitgehende Restautonomien.)

Die Integrierung eines kormalen Komplexes, also die Verlagerung der Autonomie von Untereinheiten an eine Übereinheit manifestiert sich gestaltlich. Denn sobald sich die Autonomie von einer kormalen Einheit an einen umfassenderen kormalen Komplex verlagert, dieser umfassende Komplex also zu einer neuen kormalen Einheit nächster Ordnung wird, wird diese neue Einheit sich als solche und somit als Autonomon erscheinungsmässig manifestieren. Je mehr die neue kormale Einheit integriert (also physiologisch koordiniert) ist, je mehr also die niederen kormalen Einheiten physiologisch voreinander abhängig sind und ihre frühere Autarkie und Autonomie an die höhere kormale Einheit abgegeben haben, desto besser erkennt man die neue kormale Einheit an einer ihr

eigenen Gestalt (Tektonik), welche durch Symmetrien und Muster typisiert ist, die im Laufe der Evolution erblich verankert worden sind. Jede kormale Einheit manifestiert also einen einmal erreichten (physiologischen und genetischen) Autarkiegrad direkt gestaltlich; wir können von Automanifestation, von Selbstdarstellung eines einmal autonomen Komplexes reden. Kormale Einheiten, die ihre Autonomie an eine höhere Einheit abgeben, büßen dadurch an „Automanifestation“ nichts ein, im Gegenteil sie können in der weiteren Evolution noch mehr integriert und symmetrisiert werden. Den Verlust der Autonomie manifestieren sie aber dadurch, dass sie zu Elementen einer neuen Symmetrie werden, durch die sich das Autonomen nächster Ordnung manifestiert, sodass sofort gestaltlich offenbar wird, dass sie bloss mehr Organe (Teile) im neuen Autonomen sind.

Autonomieverlagerungen können sehr verschieden weit gehen, sind also unter sich ungleichwertig. So ist ein Kormidium der Plumulariiden ein hoch integriertes Gebilde, die Autonomieverlagerung Zooid Kormidium führt also sehr weit; dagegen bleiben zum Beispiel die Integrationsleistungen längs der Basalstolone meist unvollkommen und führen nur zu schwachen Autonomieverlagerungen.

Etwas Ähnliches gilt für die Fraktionierungen. Es gibt kapitale Fraktionierungen wie das erste Auftreten kormidialer Sprossachsen überhaupt oder wie die „Erfindungen“ der lateralen Aufstockung auf kormidiale Sprossachsen oder der Vertikalstolone. Andererseits gibt es Fraktionierungen, welche eher Abwandlungen schon bestehender Prinzipien sind wie das jeweilige Auftreten von Rami immer höherer Ordnungen nach stets demselben Ramifikationstyp. Es gibt auch Fraktionierungen, wo nicht neue Kategorien von Sprossachsen abgezweigt werden, sondern bestehende ihre kormogenetische Potenz und somit ihre Wertigkeit ändern. Wir haben solche Phänomene kennen gelernt: die Kryptodichotomie und die intrapodiale Ramifikation.

Andere Fraktionierungen führen nicht über ein bestehendes Autonomen hinaus; sie werden also gleich von allem Anfang an integriert (man ist versucht zu sagen: kontrolliert) und führen zu Substrukturen oder Komplexorganen (Pararami, Parakladien; Rhizostolone, accessorische Stolone polysiphoner Sprossachsen) (vgl. pp. 928-44 und pp. 953/4).

Autonomieverlagerungen und Fraktionierungen finden sowohl in der Kormophylognese wie in der Kormoontogenese statt. In der ontogenetischen Kormogenese werden proximal (aus der Planula) zuerst kormale Einheiten niederer Ordnung entstehen, die zu Beginn physiologisch autark sind, und erst allmählich, wenn sich der Kormus distalwärts ausdehnt, werden dort komplexere und weiter integrierte kormale Einheiten immer höherer Ordnung gebildet. Die Ontogenese wiederholt also gleichsam die in der Phylognese einmal realisierten Fraktionierungen und Autonomieverlagerungen im Modell (Kormoontogenetischer Komplexitätsgradient vgl. p. 920/1).

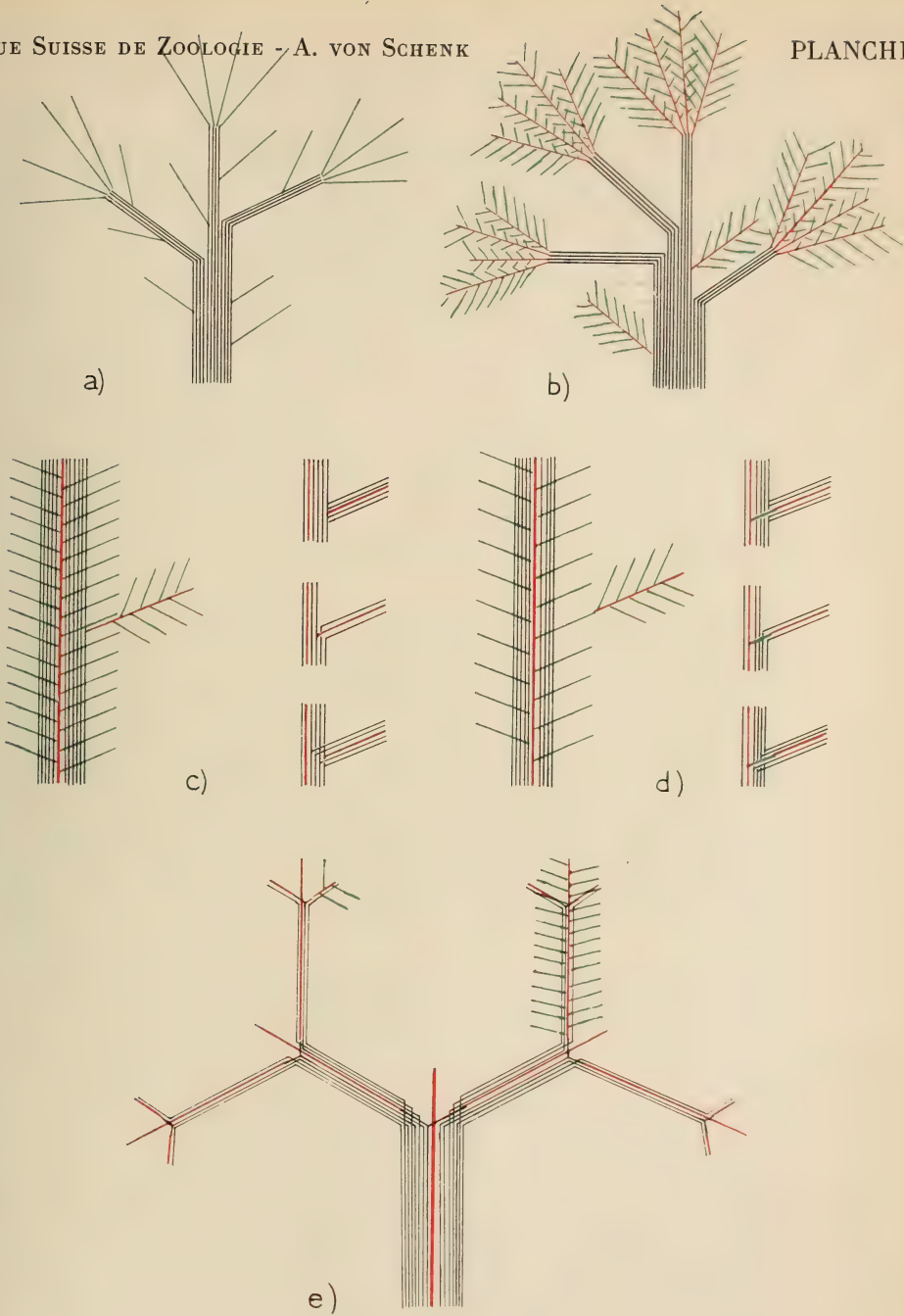
Da die Autonomie während ontogenetischen und phylogenetischen Prozessen verlagert wird und damit — mit dynamischen Vorgängen korreliert — ihre Wertigkeit ändert, muss „Autonomie“ als ein „gleitender“ Begriff postuliert werden. Es ist denn auch oft eine Ermessensfrage, ob wir zum Beispiel einen Einzelkomplex oder schon eine Gruppe aus solchen Einzelkomplexen, die am Beginn der Evolution zum sich integrierenden Überkomplex stehen, also Autonomon bezeichnen wollen.

Wir können in der Kormenterminologie ein Autonomon als die oberste kormale Einheit definieren, die bereits eine durch art- und alterstypische Symmetrien und Muster charakterisierte morphologische Einheit darstellt. Der entsprechende physiologische Terminus wäre Autarkon. Ein Autonomon ist auch physiologisch selbständig (autark), in dem Sinne dass es Träger aller spezifischen Vitalpotenzen und Leistungen ist.

Ein einmal autonomer Komplex behält auch nach Verlagerung der „Hauptautonomie“ an einen Überkomplex eine gewisse Restautonomie. (Wäre eine Autonomieverlagerung total, würde man einen solchen Organismus wohl nicht mehr als Kormus sondern als Individuum bezeichnen.)

Für Phänomene der Fraktionierung und Autonomieverlagerung prägte Haeckel den Ausdruck „Individualitätsstufen“; unser Ausdruck „Autonomiestufen“ hat die selbe Bedeutung.

Analoge Gesetze der Autonomieverlagerung scheinen mir in der Evolution der Insektenstaaten und ganz allgemein in der Soziologie zu gelten.



Taf. V.

Ramificationstypen polysiphoner Sprossachsen.

a) und b) Pseudoramification rein stolonaler polysiphoner Sprossachsen;

c) stolonogene Ramifikationen gemischt kormidial — stolonaler polysiphoner Sprossachsen;

d) kormidiale Ramifikationen gemischt kormidial — stolonaler polysiphoner Sprossachsen;

e) stolonale — dichotome Ramifikation.

Schwarze Linien: Stolone; rote Linien: Rhachien; grüne Linien: Primärmonopodien.





Betrachten wir nun die *Plumulariiden* unter den Aspekten der fraktionierten Genese und der Autonomieverlagerungen. Es gibt zwei Gründe dafür, dass bei Plumulariiden die Verhältnisse vorerst besonders kompliziert und schwer analysierbar erscheinen. Erstens haben wir in dieser Gruppe zwei relativ unabhängig voneinander wirkende Gruppen von Kormenbildungspotenzen (Fraktionen), die stolonale und die kormidiale, welche beide zu Autonomieverlagerungen führen. Die stolonale Fraktion der Kormenbildungspotenz teilt sich wiederum in zwei voneinander weitgehend unabhängige Fraktionen, nämlich in die horizontale und in die vertikale. Die vertikalen Kormenbildungspotenzen, die kormidialen und die vertikal-stolonalen, neigen mehr zu Integrationsleistungen und führen somit eher zu Autonomieverlagerungen als die horizontal wirkenden.

Die horizontalen Stolone bleiben während der ganzen Plumulariidenrevolution in den meisten Fällen hauptsächlich asexuelle Propagationsorgane, indem in horizontaler Richtung die Tendenz zu physiologischer Koordination, zu Integrationsleistungen viel geringer ist als es längs vertikaler Sprossachsen (seien diese nun kormidial oder stolonale) der Fall ist. Hauptträger der Autonomie sind also in den weitaus meisten Fällen die Kormoide, wie auch immer sie gebaut sind. Es gibt aber auch Beispiele hochintegrierter horizontaler Stolonssysteme (z.B. Stolonplatten, symmetrisch verzweigte horizontale Stolonssysteme, eindimensionale horizontale Stolonssysteme usw.).

Zweitens sind die *Plumulariiden* eine besonders hoch evoluierte Gruppe, ihre einfachsten Vertreter bilden tertiäre Kormen, und wir können nur Hypothesen darüber aufstellen, wie es dazu gekommen ist. Schon die frühesten ontogenetischen Stadien (wenn wir von der Planula absehen) selbst der primitivsten bekannten rezenten Plumulariiden sind sekundäre kormale Einheiten (Kormidien). Die unterste, im ontogenetischen Endzustand autonome Einheit (das Wort autonom steht hier mit Vorbehalt, wir werden gleich sehen, warum) ist bei den bekannten Plumulariiden das Primärmonopodium (bei den Genera *Antennella*, Allman und *Antennellopsis*, Jäderholm) also eine kormale Einheit dritter Ordnung. Es müssen offenbar eine primäre (ZoidKormidium) und eine sekundäre (KormidiumPrimärmonopodium) Autonomieverlagerung auf prä-plumulariiden Evolutionsstufen geschehen sein. (Wahrscheinlich bei

*Haleciiden* nahestehenden Formen.) Zwar ist das primärmonopodiale Kormoid der Genera *Antennella* und *Antennellopsis* nicht wirklich autonom, denn schon bei den primitivsten bekannten Plumulariiden ist das horizontale Stolonsystem zentriert und somit Träger eines Teils der Autonomie, indem die Stolone vorauswachsende Vegetationsspitzen haben und so zeigen, dass eine Autonomieverlagerung an den Stolonverband schon im Gang ist. Bei Formen mit monosiphonen Kormoiden, also mit einem nur horizontalen Stolonsystem, bezeichnen wir aus praktischen Gründen das Kormoid als Autonomon, wenn der Stolonverband wenig integriert ist und seine Integriertheit und (beginnende) Autonomie noch kaum sichtbar manifestiert.

Eine weit fortgeschrittene (und somit gut sichtbare) Autonomieverlagerung in der stolonalen Kormenbildung zeigt von den Formen ohne Rhachis (also mit nur primärmonopodialen kormidialen Sprossachsen) das Genus *Corhiza*, wo Stolone zu Stelechi und Pseudorami integriert werden; das Autonomon ist hier das aus Stelechos, Pseudorami und davon abzweigenden Primärmonopodien aufgebaute Kormoid.

Sich in den kormidialen Fraktionen der Kormenbildung allein abspielende Autonomieverlagerungen können bis zu kormalen Einheiten sechster Ordnung führen, ohne dass es gleichzeitig zu einer abgeschlossenen, manifesten Autonomieverlagerung in der stolonalen Kormenbildung gekommen sein muss (das Gegenbeispiel von *Corhiza* wurde schon genannt).

Die Gonokormidien werden in dieser Betrachtung weggelassen weil sie die Verhältnisse noch mehr komplizieren.

Der häufigste Fall sind wohl (fast) autonome Kormoide, welche kormale Einheiten vierter Ordnung sind (Rhachiskaulus mit Kladien, also einfache Federformen), welche sich in einem wenig zentrierten, horizontalen Stolonsystem anordnen.

Rein kormidial gebildete kormale Einheiten dritter (Primärmonopodium), vierter (Rhachiskaulus und Kladien) oder fünfter (Rhachiskaulus, Rhachisrami und Kladien) Ordnung werden in horizontale oder vertikale Stolonverbände integriert und verlieren die Autonomie; so entstehen kormale Einheiten weiterer Ordnungen. Wir addieren der Einfachheit halber die kormidialen und stolonalen Autonomieverlagerungen, sodass wir zum Beispiel das polysiphone Kormoid des Genus *Corhiza* als kormale Einheit

(Autonomon) vierter Ordnung bezeichnen (Ergebnis von zwei kormidialen und einer stolonalen Autonomieverlagerung), genau wie ein monosiphones Kormoid aus Rhachiskaulus und Kladien (Ergebnis aus drei kormidialen Autonomieverlagerungen). Die zahlreichen Autonomieverlagerungen (kormidiale und vertikale stolonale), die sich bei den Plumulariiden abgespielt haben, beziehungsweise abspielen, sollen hier nicht alle aufgezählt werden; es gibt wie schon gesagt Arten mit Kormen, welche aus kormalen Einheiten von etwa zehnter Ordnung aufgebaut sind.

Um die Gesetze der Fraktionierung und der Autonomieverlagerung in Kormen als die wichtigsten kormogenetischen Gesetze speziell hervorzuheben, stellen wir die hierzu gehörenden, also zu progressiven Autonomiestufen führenden Prozesse noch einmal in geraffter, allgemeingültiger Form zusammen (vgl. Taf. I):

Durch kormale Multiplikation (Seriation) (asexuelle Propagation) autonomer kormaler Grundeinheiten (= primärer kormaler Einheiten = Autonomata erster Ordnung = Primärautonomata = Autozoide) entsteht ein unzentrierter (nicht integrierter) Kormus erster Ordnung = Primärkormus.

Durch physiologische Koordination werden der Primärkormus oder nach einer 1. Fraktionierung der Kormenbildung einzelne, aus kormalen Einheiten erster Ordnung (Zoiden) aufgebaute Komplexe zentriert, integriert. Die kormalen Primäreinheiten (Grundeinheiten) werden physiologisch interdependent (Autonomieverlust).

Es entsteht eine (komplexe) kormale Einheit zweiter Ordnung = eine sekundäre kormale Einheit, welche mehr und mehr Träger der Autonomie wird und so zum Autonomon zweiter Ordnung, zum sekundären Autonomon wird. Der Autonomiegrad der sekundären kormalen Einheit wird durch zunehmende Symmetrisierung morphologisch manifestiert.

In der sich ausbildenden kormalen Einheit zweiter Ordnung können Funktionen an bestimmte kormale Einheiten erster Ordnung (Zoide) delegiert werden; die Zoide werden zu spezialisierten Funktionsträgern zu Organen der sekundären kormalen Einheit und unterscheiden sich morphologisch voneinander, sie sind polymorph. Die Primäreinheiten haben also ihre Potenzen teilweise eingebüßt.



Durch Multiplikation kormaler Einheiten zweiter Ordnung nach einer 2. Fraktionierung der Kormenbildung entsteht ein (unintegrierter) sekundärer Kormus.

Der Kormus zweiter Ordnung oder aus kormalen Einheiten zweiter Ordnung gebildete Komplexe integrieren sich, sie werden damit zu kormalen Einheiten dritter Ordnung, welche mehr und mehr Träger der Autonomie werden (Autonomata dritter Ordnung).

TABELLE 1

*Tabellarisches Schema der Autonomiestufen bei Kormen*

Seriation primärer kormaler Einheiten Primärkormus —————→	Integrierung Individualisierung
↓	
Fraktionierung Integrierung (und ev. Spezialisierung) kormale Einheiten 2. Ordnung	1. Autonomieverlagerung
↓	
Seriation sekundärer kormaler Einheiten Kormus 2. Ordnung —————→	Integrierung Individualisierung
↓	
Fraktionierung Integrierung (und ev. Spezialisierung) kormale Einheiten 3. Ordnung	2. Autonomieverlagerung
↓	
Seriation tertiärer kormaler Einheiten Kormus 3. Ordnung —————→	Integrierung Individualisierung
↓	
Fraktionierung Integrierung (und ev. Spezialisierung) kormale Einheiten 4. Ordnung	3. Autonomieverlagerung
↓	
Seriation von kormalen Einheiten 4. Ordnung Kormus 4. Ordnung —————→	Integrierung Individualisierung
↓	
Fraktionierung Integrierung (und ev. Spezialisierung) kormale Einheiten 5. Ordnung	4. Autonomieverlagerung
↓	
usw...	

Im Zuge der Ausbildung von tertiären kormalen Einheiten können sekundäre kormale Einheiten zu spezialisierten Organen

der tertiären kormalen Einheit werden und sich dabei morphologisch voneinander unterscheiden (bei Plumulariiden z.B. Gonokormidien und Kormidien).

Aus tertiären kormalen Einheiten werden durch entsprechende Vorgänge Quartärkormen (Kormen vierter Ordnung); daraus solche fünfter Ordnung ausdifferenziert und so weiter.

## WACHSTUM UND ALTER VON KORMEN

Wenn kormale Einheiten einer beliebigen Ordnung sich multiplizieren (seriieren) (z.B. durch Basalstolone), und dadurch ein nicht integrierter kormaler Komplex entsteht, nennen wir den Vorgang asexuelle Propagation. Wenn der so entstehende Komplex zentriert (integriert) wird, ist der selbe Vorgang als kormales Wachstum zu werten. Also sind die Begriffe asexuelle Propagation und kormales Wachstum infolge der Autonomieverlagerung wie das Wort Autonomon (und Autonomie) gleitende Begriffe, die ohne Grenzen ineinander überleiten.

Das Sprossen von kormalen Einheiten zu unzentrierten (nicht integrierten) kormalen Komplexen nennen wir Propagation<sup>1</sup> solche, die zu integrierten Komplexen führen, Wachstum<sup>1</sup>. Das Wachstum eines in sich polymorphen Komplexes, dessen Komponenten also schon spezialisiert und unter sich ungleichwertig sind, ist keine Multiplikation mehr, sondern ein integriertes Wachstum. Asexuelle Propagation, Wachstum und integriertes Wachstum sind Vorgänge, die sich auseinander direkt entwickelt haben (vgl. p. 898/9).

Die asexuelle Propagation ist ein theoretisch nie endender, unendlich fortschreitender Prozess, das integrierte kormale Wachstum hingegen, also das Wachstum von kormalen Komplexen mit einer erblich festgelegten Maximalausgestaltung, ist endlich. Jede in sich integrierte kormale Einheit, sei sie ein Autonomon oder ein Organ (ein Teil) eines Autonomons, ist sterblich; ein unintegrierter kormaler Komplex ist unsterblich und in seiner Ausdehnung nur durch äussere Faktoren eingeschränkt. (Die Wachstumsgeschwindigkeit wird natürlich ein erblich festgelegtes Maximum haben).

<sup>1</sup> Beide Vorgänge sind eine kormale Seriation.

Es gilt also: nicht integrierte, also nicht autonome komplexe Organismen (Kormen) sind unsterblich. Integrierte, autonome komplexe Organismen sind sterblich. Integrierte, nicht mehr autonome komplexe Organe von Kormen (Kormenorgane) sind sterblich. Der Grad der Sterblichkeit nimmt mit der Abnahme der Regenerationsfähigkeit zu.

Wir betrachten nun die Wachstumsverhältnisse in einem kormalen Komplex mit einer Maximalausgestaltung; der Komplex sei aus einander über-, respektive untergeordneten, auch schon komplexen, polymorphen kormalen Einheiten aufgebaut. Als Beispiel wählen wir ein monosiphones Kormoid aus Rhachiskaulus und alternierenden Kladien. Es gibt eine Hauptwachstumsachse, die Rhachis und eine begrenzte Zahl Nebenwachstumsachsen, die Kladien.

Je weiter sich der Komplex ausdehnt, desto mehr aktive Vegetationsspitzen wird er haben: anfänglich gibt es nur eine Vegetationsspitze, die des Kaulus (Rhachis); es kommen dann sukzessive kladiale hinzu. Wenn das erste Kladium (das sich am Kaulus am proximalsten befindet) sein Wachstum abgeschlossen hat, fällt eine Vegetationsspitze aus. Es ist jetzt eine (für unseren Komplex arttypische) Maximalzahl gleichzeitig aktiver Vegetationsspitzen erreicht (diese Zahl ist in engen Grenzen variabel). Nachdem die Rhachis ihre (arttypische) Maximalgrösse (Anzahl Segmente) erreicht hat, wird die Anzahl aktiver Vegetationsspitzen allmählich abnehmen, um schliesslich den Wert Null zu erreichen. Jetzt hat unser Komplex seine (in Grenzen variable) arttypische Maximalausgestaltung erreicht; er wächst nicht mehr.

Betrachten wir nun die in unserem kormalen Komplex auftretenden Alterskategorien: der Komplex als Ganzes hat kein absolutes, in Zeitmassen ausdrückbares Alter; sein Alter ist eine relative Grösse. Der Komplex ist im Laufe seiner Genese durch folgende Zahlen und deren wechselnde Relationen charakterisierbar:

Anzahl der Sprossachsen (in unserem Falle nur kormidial)  
resp. der Unterkomplexe.

Anzahl der aktiven Vegetationsspitzen.

Anzahl der Rhachissegmente (= Anzahl der Kladien).

Anzahl der Kladiumsegmente in Bildung (eventuell verschiedener Stadien).

Anzahl der fertigen Kladiumsegmente (fressende Polypen).

Damit ist auch das Alter des Komplexes bestimmt, wir nennen dieses aus der Anzahl und dem Alter der Unterkomplexe ableitbare Alter das komplexe Alter.

Auch für die Unterkomplexe gibt es kein absolutes Alter; der Unterkomplex hat ebenfalls ein komplexes Alter, welches zum Beispiel für ein Kladium mit folgenden Zahlen und deren Relationen zu charakterisieren ist:

Anzahl der Kladiumsegmente.

Anzahl der Kladiumsegmente verschiedener (zu bestimmender) Stadien.

Für Unterkomplexe gibt es aber auch noch ein anderes relatives Alter, welches auf den Überkomplex bezogen wird. Ein Kladium befindet sich z.B. um fünf Rhachissegmente weiter distal im Überkomplex als ein anderes, wir sagen dann, es sei um fünf Segmente jünger als jenes. Wir nennen dieses Alter der relativen Lage das topologische Alter.

Für die einzelnen Kladiumsegmente gibt es kein komplexes Alter, solange wir die hochintegrierten Kormidien der Plumulariiden als tektonische Grundelemente nehmen und ihre Komplexität nicht in Betracht ziehen. Sie haben aber ein auf das Kladium und den ganzen Überkomplex bezogenes topologisches Alter und ausserdem ein in Zeiteinheiten messbares absolutes Alter.

Ein solitäres Kormidium hätte nur ein absolutes Alter und kein topologisches.

Wir stellen die in Kormen (ganz allgemein) gültigen drei Alterskategorien tabellarisch zusammen:

TABELLE 2.

(Solitäreinheit	absolutes Alter)
kormale Grundeinheit resp. unkomplexes kormales Organ	absolutes Alter
	topologisches Alter
kormaler Unterkomplex, resp. kormale Zwischeneinheit, resp. komplexes kormales Organ	topologisches Alter
	komplexes Alter
kormaler Überkomplex, resp. Kormus	komplexes Alter



Wenn wir experimentell oder statistisch die Wachstumsdynamik und Seneszenz von Kormen untersuchen, müssen wir diese drei Alterskategorien stets im Auge haben.

Wenn man in einem kormalen Komplex jeweils alle gleichzeitig gebildeten Strukturen mit Linien verbindet, nennen wir diese isochrone Linien oder „Isochronen“.

Das Studium der kormalen Wachstumsdynamik ist von generellem Interesse, weil auch in sehr hoch integrierten Komplexen ein physiologisches Altersgefälle von proximal nach distal herrscht, indem im Komplex proximal sich befindliche Strukturen schon deutlich senil sind, während der Komplex distal weiterwächst. Dabei bildet der Komplex ein physiologisches System. Für allgemeine Seneszenzuntersuchungen dürften deshalb Kormentiere besonders aufschlussreich sei.

## DIE VERÄNDERLICHKEIT IN DER KORMOGENESE UND DIE GESETZMÄSSIGKEITEN DER RELATION ZWISCHEN KORMOONTOGENETISCHEN UND KORMOPHYLOGENETISCHEN ÄNDERUNGEN

### EINLEITUNG

Kormale Strukturen oder Komplexe sind in der Kormogenese, sei es in der Phylo- oder Ontogenese, veränderlich. Wir betrachten hier alle Veränderungen, sowohl komplexe Änderungen durch das kormale Wachstum selbst, als auch Änderungen, durch welche die einen Kormus im Laufe der Ontogenese aufbauenden homonomen Strukturen oder Komplexe verschiedener topologischer Alter untereinander verschieden werden, oder im Laufe der phylogenetischen Evolution sich realisierende Veränderungen homologer Strukturen oder Komplexe (deren Homologie auf Grund vergleichend-morphologischer Studien angenommen werden darf (vgl. p. 983 ff.).

Phylogenetische Veränderungen können in allgemeinen evolutionären Entwicklungen (evolutionary trends) liegen, die Folge von Autonomieverlagerungen (und damit verbundener Phänomene wie Spezialisierung, Symmetrisierung, Integration, welche z.B. zu räumlicher Annäherung von Strukturen führen kann) sein, oder sie

können isoliert und auf einzelne Arten beschränkt und somit Seitenentwicklungen sein.

Die Gonotheken werden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt.

Es war mir viel zu wenig Material zu einer vergleichenden Untersuchung zur Verfügung.

#### ARTEN DER VERÄNDERLICHKEIT

Die hier folgende Aufzählung von kormoontogenetischen und kormophylogenetischen Veränderungen, resp. der Unterschiede zwischen homologen Strukturen bei verschiedenen Arten oder Gattungen oder von homonomen Strukturen verschiedener topologischer Alter einer Art ist aus didaktischen Überlegungen gegliedert worden, um eine Übersicht über alle Phänomene zu erhalten. Die Einteilung hätte auch nach andern Gesichtspunkten geschehen können.

##### *Quantitative Veränderungen*

Quantitative Veränderungen sind alle jene Phänomene, welche die Anzahl der einen Komplex aufbauenden Elemente verändern. Dazu gehört (für die vergleichend-tektonische Diskussion der Phylogenese) das normale ontogenetische Kormen- (oder Kormoid-) Wachstum, so befremdlich das im ersten Moment auch scheinen mag.

Eine erste Gruppe quantitativer Veränderungen bilden Vermehrungsphänomene, dazu gehören alle Phänomene des Neuauftretens von Strukturen; solche Phänomene erscheinen als zufällige Ereignisse; sie können am Anfang eines evolutiven Trends stehen, oder Seitenentwicklungen sein.

Weitere Vermehrungsphänomene sind solche, welche auf einer Seriation (kormale Multiplikation) schon bestehender kormaler Strukturen oder Komplexe längs einer Sprossachse beruhen.

Als letzte Gruppe von Vermehrungsphänomenen kennen wir die (parallele) Aufspaltung vorhandener Anlagen, wie wir sie z.B. von der Kryptodichotomie oder intrapodialen Ramifikation her kennen.

In einer zweiten Gruppe quantitativer Veränderungen fassen wir alle Reduktionsphänomene zusammen. Wir unterscheiden dabei Ausfalls- und Verschmelzungsphänomene.

Quantitative Ausfallserscheinungen können die Folge des Verlustes proliferativer Potenzen von Sprossachsen oder von Segmenten von Sprossachsen sein. Sie können auch die letzte Konsequenz von qualitativen Rückbildungen sein.

Verschmelzungsphänomene sind Konsequenzen von Integrationsprozessen, indem eine allgemeine Integrationstendenz, das räumliche Zusammenrücken von Elementen, in Extremfällen eben zur Verschmelzung dieser Elemente oder eventuell zum Ausfall von solchen führt.

### *Änderungen der relativen Lage*

Auch Änderungen der relativen Lage von Strukturen oder Komplexen sind im Zusammenhang mit Integrierungs- oder Desintegrierungsleistungen zu verstehen. Eine allgemeine Tendenz ist, wie eben gesagt wurde, das Zusammenrücken. Solche Phänomene gibt es viele und einige davon führen zur Verschmelzung oder zum Ausfall von Strukturen.

Phänomene des Auseinanderrückens sind seltener.

Weitere Änderungen der relativen Lage, die aber einer anderen Kategorie angehören, welche schon zu den qualitativen Änderungen überleitet, sind Umpolungsphänomene und Heteromorphosen; beide treten hauptsächlich nach Amputationen als abnorm gesteuerte kormale Regenerationsleistungen auf.

Umpolungen gibt es nach Durchtrennung von Sprossachsen, indem die Regenerate in der selben Achse aber in der entgegengesetzten Richtung gebildet werden.

Durchgetrennte Sprossachsen regenerieren als qualitativ andere Sprossachsen, eine Rhachis z.B. als Primärmonopodium, ein Kladium als Apicalstolon usw. Solche Phänomene nennen wir Heteromorphosen.

### *Qualitative Veränderungen*

Qualitative Veränderungen sind Formveränderungen von Strukturen, meistens infolge von Spezialisierungen. Sie können sowohl Einzelstrukturen betreffen wie auch integrierte Komplexorgane. Wir unterscheiden Komplizierungen und Vereinfachungen, Vergrößerungen und Verkleinerungen, allgemeine Formänderungen,

sowie Änderungen der Winkelstellung einer Struktur oder eines Komplexes zu den anderen Teilen des Kormus, sowie Änderungen der morphologischen Wertigkeit homonomer Strukturen.

### Liste einiger Veränderungen während der Kormogenese

#### *Quantitative Veränderungen:*

##### *Vermehrungsphänomene:*

###### Neuauftreten:

- Auftreten neuer Proliferationstypen an Primärmonopodien (dichotom, versal, lateral, frontal);
- Auftreten eines weiteren Nematothekenpaares in den Kormidien von *Pentandra* Lendenfeldt (im Gegensatz zu *Aglaophenia*) (siehe Abb. 4 d).
- Auftreten von Zwischen- und Vorsegmenten in kormidialen Sprossachsen.

###### Seriation:

- Primärmonopodien durch monopodiale Seriation von Kormidien und alle andern multiplikativen Propagations- und Wachstumsvorgänge.

###### Aufspaltung:

- Alle echten Dichotomien (stolonale und kormidiale); Spaltung von Nematotheken bei gewissen Statopleinaarten (siehe Abb. 27); Intrapodiale Ramification, Kryptodichotomie.

##### *Reduktionsphänomene:*

###### Ausfallsphänomene:

- Reduktion der Anzahl der Nematotheken pro Kormidium;
- Ausfall von Zwischensegmenten in kormidialen Sprossachsen.

###### Verschmelzungen:

- Verschmelzen der weiblichen Corbulacostae von *Aglaophenia*; Verschmelzung der stark rückgebildeten Hydrothek und der beiden Lateral-Nematotheken des einzigen



Segments des den Basalteil der Corbulacosta von *Aglao-phenia* bildenden Meta-Basiskladiums (sogenannte grosse Nematothek) (siehe Abb. 33), Verschmelzen von Siphonen.

*Änderungen der relativen Lage.:*

Zusammenrücken: viele Beispiele.

Auseinanderrücken: A. der sog. Mesialnematothek und der Hydrothek eines Kormidiums bei der Umwandlung eines Primärmonopodiums in eine Rhachis bei Frontalverzweigungen (*Statopleinae*). Besonders gut zu beobachten bei *Aglao-phenia acacia* Allman (Abb. 15).

Umpolungen.

Heteromorphosen.

*Qualitative Veränderungen:*

Komplizieren der Theken (z.B. durch Ausbilden von Marginalzähnen oder von Intrathekalsepten, durch Knickungen der Theken, durch Ausbildung doppelter Thekenwände, usw.); Vereinfachung von kormidialen Sprossachsen durch Ausfall der Septen;

Verdickung von Sprossachsen, wenn diese zu Überachsen werden (z.B. Rhachis anstelle eines Kladiums);

Vergrosserung einzelner Zoide (dieses Phänomen tritt hauptsächlich für Nematotheken in Nematokladien auf);

Verbreiterung von Nematokladien zu Corbulacostae;

Verkleinerung von Zoiden (z.B. Abortivhydrothek der Rhachis);

Ausbildung von Haken-, Anker- oder ähnlichen Formen der Apicalstolone;

Ausbildung von Rhizostolonen;

alle Peridermverdickungen;

Ausbildung von Krümmungen in Sprossachsen;

Auftreten bestimmter Winkel zwischen über- und untergeordneten Sprossachsen;

Umwandlung Primärmonopodium in Rhachis, Rhachis in Diplo- oder Polyrhachis, Kladium in Metakladium und andere mehr.

## DIE VERÄNDERUNGEN IN DER KORMOONTOGENESE

Wir beginnen die Betrachtung der Kormoontogenese der Plumariiden von der Planula ausgehend.

Aus der Planula entsteht in allen bekannten Fällen ein Primärmonopodium, dabei wird stets ein Stadium vorhanden sein, wo ein einzelnes, voll funktionsfähiges (also autarkes) Kormidium da ist; dieses Kormidium beginnt mit der Assimilierung von Fremdstoffen und ersetzt den embryonalen Metabolismus, der auf Dotterreserven beruht.

Vom Primärmonopodium geht ein Basalstolon horizontal weg und bildet weitere Kormidialachsen. Bei vielen Arten (der Genera *Antennella* und *Antennellopsis*) sind alle weiteren vom Stolon ausgehenden kormidialen Sprossachsen Primärmonopodien, bei anderen Arten nur die im Stolonsystem proximalsten (also sich am nächsten von der Planula-Festheftungsstelle befindlichen), während weiter distal im Stolonsystem die vom Stolon weggehenden Sprossachsen Rhachis-Sprossachsen sind; bei noch anderen Arten ist die erste, direkt aus der Planula gebildete Sprossachse nur in ihren proximalen Teilen primärmonopodial und wird distalwärts in eine Rhachis umgebaut. Entsprechendes gilt für das Vorhandensein von Kormoiden mit Rhachiskauli und Diplorhachiskauli oder Polyrrhachiskauli im selben Stolonverband; wir haben diese Verhältnisse schon früher beschrieben (p. 920 ff.) (Kormoontogenetischer Komplexitätsgradient).

Der Kormus ist also in seinen proximalen Teilen aus einfacheren Einzelkomplexen aufgebaut als in seinen distalen. So ist z.B. proximal in einem Stolonsystem ein (z.B. stolonogen entstandener) Einzelkomplex (z.B. ein monosiphones Kormoid) eine kormale Einheit vierten Grades, weiter distal eine solche fünften Grades. Ein Kormus baut sich im Laufe seiner Ontogenese aus Einzelkomplexen immer höherer Ordnungen auf. Ein propagatives Basalstolon zum Beispiel bringt Kormoide immer komplexerer Autonomiestufen hervor, bis die Maximalausgestaltung der Kormoide erreicht ist.

Eine andere Gesetzmässigkeit in der Ontogenese betrifft Gestalt und Anordnung der niederen kormalen Einheiten, der Zoide, Kormidien und Primärmonopodien. Bei vielen Arten beginnt der Kormus proximal mit Kormidien, welche eine bestimmte,

relativ grosse Zahl Nematotheken besitzen und relativ grosse Abstände der Zoide aufweisen. Im Laufe der Kormenwachstums werden Kormidien mit mehr und mehr reduzierter Nematothekenzahl und kleineren Zoidabständen gebildet. Das heisst: wenn man irgend einer Sprossachse (stolonaler oder kormidialer) von proximal nach distal folgt, werden die Anzahl der Nematotheken und die Abstände der Zoide in den Segmenten abnehmen und die Segmente kürzer werden.

Entsprechendes gilt für die Primärmonopodien. Die Primärmonopodien können anfänglich Zwischensegmente mit mehreren (z.B. zwei) Nematotheken haben. Vom proximal nach distal im Kormus (also entlang stolonaler oder kormidialer Sprossachsen) und im Primärmonopodium selbst können die Zwischensegmente kürzer werden und Nematotheken einbüßen oder ganz ausfallen.

Verbinden wir in einem Kormus oder in einem kormalen Komplex (z.B. in einem Kormoid) alle gleich ausgestalteten Strukturen (Kormidien oder sonstige Segmente) durch Linien, erhalten wir isomorphe Linien oder Isomorphen. Die Vermutung liegt nahe, dass die Isomorphen mit den Isochronen zusammenfallen, identisch sind oder zum allermindesten sehr stark korreliert. Diese sehr wahrscheinliche Hypothese muss durch kormogenetische Experimente und kontrollierte Aufzuchten geprüft werden (THORNSTEINSON'sche Regel für *Graptolithen* formuliert).

Auf teratologische Argumente und Fakten wird in dieser Arbeit nicht eingegangen. Im Rahmen von detaillierteren und mehr experimentell orientierten Arbeiten sind aber von „Natur-experimenten“ bestimmt ganz wesentliche Beiträge an unsere Kenntnisse über kormogenetische Gesetze zu erwarten (vgl. p. 976).

#### DIE VERÄNDERUNGEN IN DER KORMOPHYLOGENESE

Wir beschränken uns in diesen Betrachtungen auf die beiden Hauptgruppen der *Plumulariiden*, die Gattungen um *Plumularia* (*Eleutheropleinae* (Allmann) Billard resp. *Plumulariinae*, Stechow) und die Gattungen um *Aglaophenia* (*Statopleinae* (Allmann) Billard resp. *Aglaopheniinae*, Stechow). Andere Formen wurden weglassen, weil es mir noch nicht gelungen ist, wichtige Homologiefragen abzuklären, so die *Kirchenpaueriinae*, Stechow und die Homologie ihrer Rhachien.



Wir müssen an der Basis beider Gruppen Formen mit primär-monopodialen Kormoiden annehmen. Schon auf dieser Evolutionsstufe sind sie phylogenetisch getrennt (diese Tatsache ist auch für Analogieuntersuchungen wichtig) (vgl. auch pp. 983-89).

In den beiden Gruppen werden wir, wenn wir, von tektonisch einfachen zu tektonisch komplizierten, von wenig integrierten zu stark integrierten Formen fortschreitend, ihre Merkmale vergleichend betrachten (also in der Reihenfolge des natürlichen Systems), folgende allgemeine Evolutionstrends feststellen können:

Komplizierung der Theken (Zacken, Zähne, Septen, Faltungen, usw.).

Integrieren der Kormidien (Zusammenrücken der Zoide, Verschmelzung von Zoiden, Ausfall von Zoiden).

Integration der kormidialen Sprossachsen, welche Strukturänderungen bedingen (z.B. Wegfallen von Septen, Verdickung des Periderms).

Reduktion der Nematothekenzahl in den Kormidien.

Reduktion (qualitativ und quantitativ) der Zwischensegmente in Monopodien.

Ausbildung von Substrukturen, resp. Subkomplexen (Parakladien, Pararami).

Delegierung der Sexualorgane an bestimmte Orte.

Ausgestaltung von accessorischen Sexualorganen.

Die allgemeine Evolution der Kormentektonik (soweit sie mit Fraktionierung und Autonomieverlagerung zusammenhängt) darf nach dem im beschreibenden Teil und im Abschnitt über die Autonomieverlagerung Gezeigten und Gesagten als in grossen Zügen bekannt vorausgesetzt werden.

Sie verläuft bei *Statopleinae* und *Eleutheropleinae* sehr ähnlich. Und entspricht weitgehend den kormoontogenetischen Komplexitäts- und Integrationsgradienten entlang Sprossachsen.

#### DIE RELATION ZWISCHEN KORMOONTOGENETISCHEN UND KORMOPHYLOGENETISCHEN ÄNDERUNGEN

Wir sehen, wenn wir die Veränderlichkeit in der Kormoontogenese und in der Kormophylogenese betrachten, sofort, dass eine starke Übereinstimmung besteht.



In der kormalen oder kormoidalen Tektonik gelangen die Plumulariiden sowohl in der Kormoontogenese wie in der Kormophylogenese in festgelegten, gesetzmässigen Abläufen von einfachen Verhältnissen zu komplexeren und integrierten. Gleichzeitig ändern sich die niederen kormalen Einheiten (Zoide, Kormidien) sowohl ontogenetisch (von proximal nach distal im Kormus), wie phylogenetisch (von unten nach oben im System) ebenso gesetzmässig und in bestimmten Abläufen (das System wurde unabhängig von ontogenetischen Argumenten aufgestellt).

Die formalen Gesetzmässigkeiten in den kormoontogenetischen Abläufen sind beinahe identisch mit den formalen Gesetzmässigkeiten in den vermuteten kormophylogenetischen Abläufen.

Aus ähnlichen Befunden an verschiedenen Organismen hat HAECKEL sein sogenanntes biogenetisches Grundgesetz formuliert. Wir wollen dieses „Grundgesetz“ hier nicht diskutieren, sondern nur die speziellen, zur Abklärung von phylogenetisch-ontogenetischen Beziehungen (speziell der Rekapitulation) besonders günstigen Verhältnisse bei kormalen Coelenteraten, speziell Plumulariiden darzustellen versuchen.

Wir können sowohl die kormoontogenetischen wie die kormophylogenetischen Abläufe klar übersehen und rekonstruieren, weil jede Änderung als eine Änderung in einem geometrisch gut fassbaren System offenbar wird, da es sich um eine Tiergruppe mit leicht überschaubarer und gut zu analysierender extensiver Formbildung handelt.

Da es sich um einfach organisierte Tiere handelt, betreffen Änderungen immer die geometrische Situation, und wir können physiologische Argumente weitgehend vernachlässigen, denn in der Evolution von den einfachsten zu den kompliziertesten Verhältnissen wird die somatische Physiologie kaum wesentlich verändert (onto- und phylogenetische Veränderungen äussern sich in erster Linie morphologisch, respektive geometrisch).

Verschiedene kormogenetische Stadien sind gleichzeitig im selben Kormus vorhanden. Wir können die sich zeitlich folgenden (damit kann die hypothetisch phylogenetische oder die empirisch-ontogenetische Zeit gemeint sein) Änderungsschritte in einem räumlich klar gegliederten geometrischen System nachvollziehen, in welchem die Stadien in chronologischer Sukzession aneinandergereiht gleichzeitig vorhanden sind.

Die Plumulariiden speziell haben den Vorteil, dass sie eine relativ kleine, nach aussen systematisch gut abgrenzbare Gruppe sind und trotzdem Autonomieverlagerungen und somit geometrisch fassbare Änderungen (auch hypothetische (geschichtliche) Mutationen im Sinne der modernen experimentellen Genetik) in besonders zahlreichen Stufen und Varianten zeigen.

Sie bieten auch besonders günstiges Material zum Studium von Analogie- und Homologie- (speziell Homonomie-) problemen. Darauf wird im nächsten Kapitel näher eingegangen werden.

## HOMOLOGIE UND ANALOGIE

Auch bei sehr komplexen und weit differenzierten, metagenen Tierkormen können wir sämtliche Strukturen auf die (für die Plumulariiden) am Anfang dieser Arbeit (p. 891 ff.) definierten tektonischen Grundelemente zurückführen.

Ist eine kormale Struktur oder eine kormenbildende Potenz einmal realisiert und genetisch festgelegt worden, so können sich diese Strukturen respektive Potenzen im Laufe der weiteren Evolution oft in sehr weitgehendem Mass unabhängig entwickeln (vgl. p. 947/8).

Die Tatsache der fraktionierten Genese bedingt bei Tierstöcken eine Komplexität, welche uns im ersten Moment die Möglichkeit zu nehmen scheint, klar abgrenzbare Kategorien für die in Kormen geltenden Homologie- und Analogiebeziehungen zu schaffen. Konsequentes und logisches Auflösen der Komplexe und Bildungsvorgänge in ihre Strukturen und Bildungspotenzen führt indessen doch zu Homologie- und Analogiekategorien, welche sich zu einander in Beziehung setzen lassen, also das Aufstellen eines Systems erlauben.

Diese Arbeit will nicht Stellung nehmen im Streit zwischen einer exklusiv morphologisch-ontogenetischen Auffassung<sup>1</sup> und einer mehr phylogenetischen Auffassung<sup>2</sup> des Homologiebegriffes. Der Begriff wird hier in beiden Bedeutungen gebraucht, die sich ja nicht widersprechen, beide Auffassungen haben ihre Geltung.

<sup>1</sup> NAEF, KÄELIN, TROLL, NÄGELI, HERTWIG u.a.

<sup>2</sup> PETER, REMANE, HÄECKEL, GEGENBAUR u.a.

Dabei kommt der morphologisch-ontogenetischen ein grösserer unmittelbarer Aussagewert zu, während die phylogenetische einen stärker hypothetischen Gehalt hat. Es wird auf diese Frage am Schluss dieses Kapitels noch kurz eingegangen werden.

Wir beschränken uns für die folgenden Ausführungen auf die beiden grössten Unterfamilien der Plumulariiden, die *Eleuthero-pleinae* und die *Statopleinae*, denen weitaus die meisten Arten angehören.

Der Begriff Homonomie wird für die Beziehung homogenetischer Strukturen im selben Organismus verwendet.

Ein Kormus setzt sich zur Hauptsache aus metameren, meristischen Strukturen (Einheiten) zusammen, die unter sich — je nach der Wertigkeit der Sprossachse, der entlang sie angeordnet sind — verschieden homonom sind.

Es lassen sich alle Strukturen oder Komplexe auf die Grundeinheiten zurückführen; innerhalb einer Art gibt es deshalb ganz exakte und lückenlose ableitbare Homonomiebeziehungen. Infolge der fortgesetzten, unvollständigen Autonomieverlagerungen und Fraktionierungen (Autonomiestufen) gelten aber bei Kormen, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Organismen, welche als ganzes „individualisiert“ sind, ganz spezielle Homonomiekategorien. Wir verzichten darauf, diese Kategorien zu benennen und beschränken uns auf eine tabellarische, klassifizierende Zusammenstellung der möglichen Homonomiebeziehungen bei den *Plumulariiden* (Tabelle 3).

TABELLE 3.

*Homonomiebeziehungen in Plumulariidenkormen*

verwendete Abkürzungen:

Kl	= Kladium (segment)	Hst	= Horizontalstolon
MKL	= Metakladium (segment)	Vst+	= Vertikalstolon mit multi-
PKl	= Parakladium (segment)		plikativen Potenzen
Pm	= Pedunculum (segment)	Vst—	= Vertikalstolon ohne mul-
	oder (Segment eines) pri-		tiplikative Potenzen
	märmonopodialer Kaulus	RSt	= Rhizoloston
Rh	= Rhachis (segment)	AST	= Apicalstolon
PRh	= Pararhachis (segment)		
DRh	= Diplorhachis (segment)		
PoRh	= Polyrhachis (segment)		

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe an einer Achse:



Kl/Kl, MKl/MKl, Pm/Pm, Rh/Rh, PRh/PRh, DRh/DRh, PoRh/PoRh, PKl/PKl

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe an verschiedenen Achsen:

Die selben Homonomiepaare wie oben. Bei Rami und Parakladien können sie Segmente von Sprossachsen gleicher oder verschiedener Ordnung sein.

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe in verschiedenen Kormoiden:

Die selben Homonomiepaare wie oben und dazu: VSt+/VSt+, VSt—/VSt—, RSt/RSt, ASt/ASt.

Homonomien ungleichwertiger Strukturen oder Komplexe in einer Achse:

Pm/Rh, Pm/PRh, Rh/PoRh, Kl/MKl, Rh/DRh.

Homonomien ungleichwertiger Strukturen oder Komplexe in verschiedenen Achsen oder Komplexen (z.B. Kormoiden):

Kl/MKl, Kl/PKl, Kl/Rh, Kl/PRh, Kl/DRh, Kl/PoRh  
MKl/Rh, MKl/PRh, MKl/DRh, MKl/PoRh, PKl/Rh,  
PKl/PRh, PKl/Pm, PKl/DRh, PKl/PoRh, Rh/Pm,  
Rh/PRh, Rh/DRh, Rh/PoRh, PRh/Pm, PRh/DRh,  
DRh/PoRh, VSt+/VSt—, VSt/RSt, RSt/ASt.

Homonomien, welche unsicher sind:

Jonokormidium/Kormidium, Kormidialsprossachsen/Stolonsalsprossachsen  
kormidiale Zwischensegmente/Kormidien, kormidiale Vorsegmente/Kormidien,  
kormidiale Zwischensegmente/kormidiale Vorsegmente.

Die Gestalt der Zoide und Kormidien kann Arten, deren maximal ausgestalteten kormidialen Komplexe Primärmonopodien sind, sowohl zu den *Eleutheropleinae* (dies ist der Fall für *Antennellaarten* und *Corhiza*) als auch zu den *Statopleinae* (*Antennellopsis*) weisen, sodass es sich logischerweise aufdrängt, die evolutive Trennung der beiden Unterfamilien schon anzusetzen, bevor Rhachien ausgebildet waren.

Danach wären die Rhachien mit lateral gesprosssten Kladien der *Eleutheropleinae* mit denjenigen mit frontal gesprosssten Kladien der *Statopleinae* analog; ebenso die Übereinstimmungen von Umrisslinien, Zoidflächen, Kladienalternation usw. Keiner der kormidialen Komplexe, welche über Primärmonopodien hinausführen, wären also in den beiden Unterfamilien homolog. Die frontale Proliferation ist also sehr wahrscheinlich phylogenetisch nicht von der lateralen abgeleitet.

Die gleichzeitig wirkenden horizontalen stolonalen Potenzen zeigen keine Unterschiede (Divergenz); die horizontalen Stolone sind also in beiden Unterfamilien homolog.



Offenbar gleichartige Möglichkeiten erlauben in beiden Unterfamilien die Ausbildung vertikaler Stolone, welche polysiphone Sprossachsen bilden. Es ist nun Ansichtssache, wie die Vertikalstolone in beiden Unterfamilien miteinander in Beziehung zu setzen sind. Folgt man REMANE, der die Möglichkeit „phylogenetischer Anlagen“ schlicht ausschliesst (REMANE 1952, p. 340), so sind die verglichenen Vertikalstolone analog; halten wir uns der gegenteiligen Ansicht offen, so könnten diese Vertikalstolone homolog sein. Man kann nämlich entgegen REMANE annehmen, dass die Möglichkeit zur vertikalen stolonalen Proliferation schon vor der Trennung in Eleutheropleinae und Statopleinae genetisch gegeben war, aber nicht manifest wurde, weil (uns unbekannte) Auslöser erst später auftraten. Denn es ist denkbar, dass gleiche äussere oder innere Einflüsse (das können auch erblich (genetisch) bedingte, also gleichsam praedeterminierte sein), die auf ein homologes (homogenetisches) Material an phylogenetisch schon getrennten Formen einwirken, zu untereinander „homologen“ Neubildungen führen. Diese „Homologie“ wäre allerdings ein Grenzfall zur Analogie, sozusagen eine Ana-homologie oder eine Homo-analogie. Wir nennen mit PLATE 1922 solche Beziehungen Homoiologien.

Homoiolog wären also nach Homologiekriterien vergleichbare Strukturen oder Organe, welche in verschiedenen, nahe verwandten systematischen Gruppen gleichzeitig vorkommen, die aber offenbar erst nach der phylogenetischen Trennung dieser systematischen Gruppen zum ersten Male manifest aufgetreten sind.

Wir wollen also die Vertikalstolone in den beiden Unterfamilien lieber nicht als analoge Bildungen bezeichnen, sondern als homoiologe, weil dieser Ausdruck unsere besondere Situation besser differenziert und keine Entscheidungen über die Interpretation vorwegnimmt.

Dieses selbe Argument wird uns auch bei der Interpretation von sekundären Übereinstimmungen in der Morphologie der Zoide und Kormidien in den beiden Unterfamilien zur Vorsicht veranlassen, sodass wir auch jene sekundären Übereinstimmungen nicht vorbehaltlos als Analogien, sondern als mögliche Homoiologien interpretieren wollen. Vor dem selben Dilemma stehen wir beim Versuch, die Rhizostolone oder die Apicalstolone zu deuten. Als Argument für eine Auffassung der Vertikalstolone als in beiden

Unterfamilien homoiologhomologe Bildungen könnte auch das Genus *Corhiza* gelten, wo vertikale, polysiphone, rein stolonale Sprossachsen Träger von Primärmonopodien sind. Solche Analogie-Homoiologieprobleme stellen sich nicht nur zwischen den beiden Unterfamilien, sondern auch innerhalb zwischen einzelnen Genera.

Zusammenfassend können wir sagen, dass phylogenetisch alte und primäre Strukturen homolog sind; so sind die (sterilen) Kormidien aller Plumulariiden miteinander homolog, ebenso die Basal- (Horizontal-) stolone und die Primärmonopodien; im Zweifel sind wir bei Vertikal- und Rhizostolonen und für die sekundären Übereinstimmungen in der Morphologie der Zoide und Kormidien; nicht homolog sind die nach verschiedenen Proliferationstypen gebildeten kormidialen Komplexe<sup>1</sup> und die jeweils nach verschiedenen Modi entstandenen Kauli und Rami (Pseudorhachien, echte Rhachien). Daraus folgt, dass die Ramifikationsmuster, Umrisslinien, Zoidflächen usw. von Kormoiden der beiden Unterfamilien nicht homolog sind, auch wenn sie sehr ähnlich aussehen.

Nachdem sich phylogenetisch die beiden Unterfamilien der *Eleutheropleinae* und *Statopleinae* getrennt hatten, kam es in beiden Gruppen zu ähnlicher Ausgestaltung und Anordnung von Strukturen oder Komplexen. Bei den Zoiden und Kormidien stellen wir in beiden Unterfamilien ähnliche Tendenzen (evolutive Trends), respektive vergleichend-morphologisch Sequenzen (Reihen) von Ausgestaltungsformen fest. Die Hth. werden komplizierter, die Nth. werden zum Teil reduziert (qualitativ und quantitativ), die Kormidien als Ganzes verkürzt und die Zoidabstände verkleinert (vgl. p. 979/80).

Mit REMANE bezeichnen wir solche sekundären Übereinstimmungen als Analogien, auch wenn wir (ähnlich wie oben am Beispiel der Vertikalstolone gezeigt) ihre Interpretation als analoge sekundäre Übereinstimmungen nicht ohne Vorbehalt gelten lassen wollen, da es sich vielleicht um homoiolog-homologe Erscheinungen handelt.

Unzweifelhaft Analogien sind die äusserlichen Übereinstimmungen in der Tektonik der Kormoide, welche nach jeweils ver-

<sup>1</sup> (Jedenfalls, wenn unsere Annahme, dass die frontale Proliferation von der lateralen nicht abgeleitet sei, richtig ist.)

schiedenen Ramifikationstypen gebaut sind, also zum Beispiel die Ähnlichkeit von Rhachis (Monopodium) und Pseudorhachis (Sympodium), die zwei- vielleicht dreimal unabhängig und aus verschiedenen Erbanlagen entstandene einfache Federform von kormidialen Komplexen, welche aus einer Hauptsprossachse und aus alternierenden Kladien bestehen, die Zoidfläche und Umrisslinie bestimmen.

Interessante Analogien werden sichtbar, wenn wir polysiphone Systeme in den beiden Unterfamilien vergleichen. Es werden tektonisch scheinbar gleiche Lösungen in der Ausbildung von Ramifikations- und Verteilungsmustern, von accessorischen Stelechos- und Ramustubi, von Zoidflächen und Umrisslinien usw. gefunden.

Entsprechende Analogien findet man sogar über die *Plumulariiden* hinaus zu den *Sertulariiden* oder sogar zu den *Bryozoa* und zu den *Pflanzen*.

Man vergleiche dazu das Verzeichnis einiger wichtiger Analogiebeziehungen zwischen den beiden Unterfamilien in Form einer Tabelle (Tabelle 4).

TABELLE 4.

*Analogie- resp. Homoiologiebeziehungen zwischen Eleutheropleinae und Statopleinae*

- I. Analogien (Homoiologien?) in sekundären Übereinstimmungen (Ähnlichkeiten) in der Morphologie der Zoide
- II. Analogien (Homoiologien?) in sekundären Übereinstimmungen (Ähnlichkeiten) in der Morphologie der Kormidien
- III. Analogien (Homoiologien?) in den Ramifikationsmustern horizontaler Stolonsysteme
- IV. Analogien (Homoiologien?) in der Ausbildung von vertikalen Stolonen und von stolonalen Spezialorganen.
- V. Analogien in der Ausgestaltung von monosiphonen kormalen Komplexen nämlich:

Pseudorhachis	Rhachis mit Lateralproliferation	Rhachis mit Frontalproliferation
Federform	Federform	Federform
Kladienalterantion	Kladienalternation	Kladienalternation
Zoidfläche	Zoidfläche	Zoidfläche
Umrisslinie	Umrisslinie	Umrisslinie
in versalen Komplexen	in lateralen Komplexen	in frontalen Komplexen



- VI Analogien in der Ausgestaltung von polysiphonen Kormoiden und Ramifikationsmustern in vertikalen Stolonsystemen, nämlich:
- analoge stolonogene Ramifikationstypen,
  - analoge kormidiale Ramifikationstypen
  - analoge Ramifikations- und Verteilungsmuster
  - analoge Verschmelzungen der Siphone
  - analoge Umrisslinien
  - analoge Zoidflächen.

Wie man gerade an den Plumulariiden in mehreren Beispielen sieht, sind die Begriffe Analogie und Homologie und ihre gegenseitige Abgrenzung noch keineswegs gesichert.

So führen uns ja z.B. vertieftere genetische Ansichten in die evolutiven Zusammenhänge oft zu vermehrt polyphyletischen Hypothesen über die phylogenetischen Abläufe, wodurch vermeintliche Homologien fraglich werden.

Wir sind in dieser Arbeit hauptsächlich den Kriterien und Methoden gefolgt, wie sie REMANE aufgestellt hat, weil er seine Anwendungen der Begriffe klar begründet und abgrenzt. Solange es aber keine allgemein anerkannte Theorie über die Kausalität oder die Kausalitäten der Evolution gibt, wird es auch keine allgemein verbindlichen Analogie- und Homologiebegriffe geben, sodass wir REMANE nur mit den schon erwähnten Vorbehalten folgen. Es scheint uns, dass gerade kormale Organismen und speziell die Plumulariiden ein besonders gut brauchbares Untersuchungsmaterial sind, um Homologie- und Analogieprobleme kritisch zu prüfen.

## **ZUR VERGLEICHENDEN TEKTONIK VON KORMEN UND IHRER ALLGEMEINEN BIOLOGISCHEN BEDEUTUNG**

Es wurde in dieser Arbeit versucht, anhand einer besonders dazu geeigneten systematischen Gruppe genetisch-morphologische Probleme der Biologie von Kormen erneut zur Diskussion zu stellen. Kormen sind besonders günstige Objekte zum Studium allgemeiner Probleme der Gestaltsevolution, welche sich hier besonders prägnant und in übersichtlicher Form stellen. Antworten auf viele mit solchen Problemen zusammenhängende Fragen, dürften an kormalen Organismen, besonders leicht zu finden sein. Eine bessere Kenntnis der Kormenbiologie würde vielleicht in



vielen Teilgebieten der biologischen Forschung grundsätzliche Argumente und Kategorien zu neuen Arbeitshypothesen und Theorien liefern. Ich nenne hier einige Problemkreise und Forschungsgebiete, wo mir die Erforschung kormaler Verhältnisse zentral wichtig erscheint:

Die Morphogenese von Organismen und deren Mechanismen, also die Diskussion von Begriffen wie morphophysiologischer Gradient (URBANEK 1960 pp. 147 ff.). Inhibition, Polarität, Synorganisation, Differenzierung, etc.

Die Seneszenz von Organismen.

Untersuchungen über die genetische Steuerung ontogenetischer Abläufe und damit gekoppelt Fragen um das sogenannte „biogenetische Gesetz“ HAECKELS (Rekapitulation).

Gedankengänge über die Selbstdarstellung von Organismen.

Die Populationsgenetik (denn zwischen einer asexuell entstandenen Population (Clon) und einem unintegrierten Kormus gibt es keinen grundsätzlichen Unterschied (vgl. dazu URBANEK 1960, p. 131).

Allgemeine evolutionstheoretische Fragen.

Die Schaffung und Abgrenzung von Analogie- und Homologiebegriffen.

Probleme, die mit der — von mir so genannten — Autonomieverlagerung zusammenhängen. (Hier sei auch auf die formale Übereinstimmung zwischen „kormologischen“ und soziologischen Phänomenen und Problemen hingewiesen, die auch in der Vielzahl von in beiden Forschungsgebieten analog verwendbaren Begriffen wie Integration, Spezialisierung, Delegierung, Autonomieverlagerung usw. zum Ausdruck kommt und auf die Parallelen zu Insektenstaaten.)

Fragen um die fraktionierte Genese (welches Faktum vielleicht auch für „individualisierte“ Organismen, deren Integration und Autonomie also „total“ sind, gilt, aber dort nicht so sichtbar ist).

Überlegungen um die „Individualität“ von Organismen. Wie weit hängt z.B. die Selbstdarstellung (Automanifestation) eines Organismus, also das Mass seiner Ausgestaltung durch arts-, alters- und geschlechtstypische Symmetrien und Muster vom „Individualisierungsgrad“ (Autonomiegrad) ab?

Schliesslich auch allgemeine Gestaltprobleme; es sei besonders auf die vielen Übereinstimmungen zwischen dem Erscheinungsbild von Pflanzen und kormalen Tieren hingewiesen. (Es wäre dies ein weites, noch unbearbeitetes Feld für eine zoologisch-botanische Zusammenarbeit in der morphologischen Forschung).

Schon DRIESCH hat dem Gedanken Ausdruck gegeben, dass Kormen gleichsam schematische Modelle für allgemeine biologische Probleme darstellen; so schrieb er 1892:

„Wäre auch nur für ein einziges Tier seine Entstehung aus Zellen so zu übersehen und als Formel darstellbar, wie es hier der Aufbau von Stöcken aus ihren Einheiten ist, so wären unsere Kenntnisse von organischen Formen auf dem Wege, auf dem sich eine spätere Erkenntnis denken lässt.“

Die meisten Autoren, die sich mit kormalen Tieren befassten, hatten entweder taxonomische Interessen oder sie arbeiteten experimentell, beschränkten sich dann aber verständlicherweise auf besonders einfach organisierte, häufige und leicht züchtbare Formen, an denen sie sehr interessante, aber stets isolierte und daher schwer interpretierbare Einzelerkenntnisse gewannen. Es gibt erstaunlich wenig Autoren, die sich mit allgemeinen Problemen der Kormogenese abgeben oder abgegeben haben. Die letzten mir bekannten, breit angelegten vergleichenden und theoretischen Arbeiten über rezente kormale Organismen (*Hydroiden*, dabei auch *Plumulariiden*) sind diejenigen von DRIESCH aus den 90er Jahren des letzten Jahrhunderts.

1914 hat KÜHN alle bisherigen Forschungsergebnisse für die *Hydroiden* zusammengefasst und phylogenetisch ausgewertet.

Da er dort alle *Hydroiden* behandelt und auf Probleme der Kormentektonik nur unter anderen eingeht, geben seine diesbezüglichen Angaben kein umfassendes Bild der Problematik: sie sind auch als eine momentane Inventuraufnahme der damaligen konkreten Kenntnisse gedacht gewesen. KÜHNS eigene Untersuchungen an *Plumulariiden* (1908) zum Problem des Stockwachstums umfassten wenige mediterrane Formen; er konnte darin DRIESCH in einigen Punkten widerlegen und unsere faktischen

Kenntnisse über wichtige Detailfragen beträchtlich erweitern. Leider hat KÜHN seine Forschungen über das Stockwachstum nicht fortgesetzt.

Wichtige Kenntnisse und Einsichten verdanken wir des weiteren hauptsächlich BEDOT, BILLARD und HADZI. Wir verzichten aus Platzgründen auf eine zusammenfassende literarisch-historische Diskussion; im Text dieser Arbeit und hauptsächlich im angefügten Vokabular wird auf die früheren Autoren Bezug genommen, soweit ihre Aussagen unsere Problematik betreffen.

An modernen Arbeiten sind mir nur zwei des polnischen Paläontologen URBANEK bekannt (1960 und 1963); es sind Untersuchungen über *Graptolithen*; dieses sehr interessante fossile Material ist für experimentelle Untersuchungen natürlich gegenstandslos. (Bei URBANEK finden wir auch weitere Angaben über allgemeine moderne Literatur über einige unserer Probleme.)

Die Arbeiten von BEKLEMISEV sind aus sprachlichen Gründen schwer zugänglich. Aus den sehr umfangreichen und weitführenden Forschungen der Botaniker, welche viele unserer Probleme morphologisch und experimentell angegangen haben, lassen sich auch für uns Argumente gewinnen. (Siehe auch die angeführte Bibliographie.)

Die Kormenforschung ist also ein Zweig der Biologie, den es praktisch noch gar nicht (oder nicht mehr) gibt, der aber in Verbindung mit anderen Forschungszweigen sicherlich eine eminente Bedeutung hätte und zu einer Objektivierung und Abrundung unseres biologischen Bildes beitragen könnte.

In der Arbeit hier wurde mit Absicht eine ganze systematische Gruppe, die jedoch nicht zu weit gefasst und (systematisch) gut abgrenzbar ist (innerhalb der also über die Grundhomologien keine Zweifel herrschen) gewählt. Es wurde vorerst rein beschreibend und begriffsbildend versucht, Strukturen und Phänomene zu erkennen und zu systematisieren und Kategorien zu unterscheiden, vor allem im Hinblick auf ein späteres experimentelles Arbeiten. Ich hoffe, dass mit dieser Arbeit darüber hinaus auch gezeigt worden ist, dass morphologische Argumente und Gedankengänge für die biologische Diskussion nötig und kaum ersetzbar sind und dass nach morphologischen Kriterien und Methoden erlangte Fragestellungen und Erkenntnisse eine Grundlage für jede biologische Forschung sind.



## ZUSAMMENFASSUNG

Die Plumulariiden sind die tektonisch am kompliziertesten gebauten Kormentiere. Ihr System von über- und untergeordneten Sprossachsen erinnert durchaus an Verhältnisse bei höheren Pflanzen.

Der Aufbau solcher Kormen wird vergleichend tektonisch (vergleichend morphologisch) untersucht, indem die kormalen Komplexe analysiert werden und indem versucht wird, die Homologien und Homonomien der sie aufbauenden Teilstrukturen zu klären. Viele Begriffe mussten dazu neu geschaffen oder andere neu überdacht und in der Folge eindeutiger definiert werden (vergl. Vokabular pp. 998 ff.).

Die untersten Einheiten, aus denen sich alle Kormen der Plumulariiden zusammensetzen, sind die Zoide und die Sprossachsen; durch Integrationsleistungen werden sie zu immer höheren, komplexeren kormalen Einheiten zusammengefasst (Autonomieverlagerungen), welche sich nach jeweiligen Fraktionierungen der Kormenbildungspotenzen (d.h. Auftreten neuer Sprossachsen) auf sehr verschiedene Arten in komplizierten kormischen Gebilden anordnen können.

Die Plumulariiden sind polymorph, d.h. es gibt verschieden gestaltete Zoide, die Gastrozoide, die Nematozoide und die Gonozoide, welche in primären kormalen Komplexeinheiten, den Kormidien, integriert sind. Die Kormidien (ausgenommen die Gonokormidien) gruppieren sich ursprünglich entlang der primären kormidialen Sprossachse zu sogenannten Primärmonopodien (pp. 891-97 und 900-04).

Primärmonopodien können sich ihrerseits zu grösseren kormalen Komplexen entlang stolonalen Sprossachsen gruppieren (stolonale Kormenbildung), oder es treten nach jeweiligen Fraktionierungen in der kormidialen Kormenbildung weitere Primärmonopodien auf, welche sich nach verschiedenen Verzweigungsmodi abzweigen. Es bilden sich so Kormoide (autonome kormale Komplexe), welche aus vielen Primärmonopodien zusammengesetzt sind (pp. 904-07 ff.).

Monopodien werden gestaltlich abgewandelt zu Rhachien, Diplo- oder Polyrhachien, welche die Funktion von übergeordneten Sprossachsen erfüllen (welche ihrerseits Sprossachsen abzweigen) (pp. 908-19).



Auch in der stolonalen Fraktion der Kormenbildung kommt es zu weiteren Fraktionierungen: durch das Auftreten vertikaler Stolone entstehen polysiphone Sprossachsen, wodurch die Möglichkeiten von tektonischen Kombinationen weiter vermehrt werden (pp. 945-60).

Unter den *Statopleinae* gibt es besonders hoch evoluierte Formen. Bei dieser Unterfamilie treten zusätzliche kormale Komplexe auf, die accessorischen Sexualorgane; sie sind Organe des ganzen Kormoids. Ihre Komplexität steht in direktem Zusammenhang mit der Integrationshöhe (damit Evolutionshöhe) der Art. Interessant sind die diesbezüglichen Analogien zur pflanzlichen Blütenevolution (pp. 332-44).

Im Anschluss an den beschreibenden Teil wird versucht, anhand der Plumulariiden allgemeine kormogenetische Gesetze zu formulieren. Die wichtigsten sind die Gesetze der Fraktionierung und der Autonomieverlagerung (pp. 363).

Es werden in Kormen drei Alterskategorien unterschieden: komplexes, topologisches und absolutes Alter (pp. 971).

Kormen sind oft gute Modelle für Fragen der phylogenetischen und ontogenetischen Beziehungen (sog. Rekapitulation), indem im Laufe der Kormoontogenese früh gebildete Strukturen (die sich also im Kormus proximal befinden) oft archaischere Merkmale zeigen als sich im Kormus distal befindliche (pp. 979-83).

Verschiedene Homonomiekategorien müssen bei Kormen unterschieden werden. Am Beispiel bestimmter Strukturen wird die grundsätzliche Frage nach Homologie und Analogie gestellt (pp. 983-89).

## RÉSUMÉ

Les Plumulariides sont, de tous les animaux d'organisation cormale, les plus compliqués du point de vue structural, leur système d'axes de prolifération fait penser aux plantes supérieures.

La constitution de ces cormes est examinée à l'aide de méthodes de la morphologie comparée: les complexes cormaux ont été analysés et nous avons tenté de clarifier l'homologie et l'homonomie de ses constituants. Beaucoup de termes ont dû être créés à cet effet et d'autres ont dû être définis plus précisément (cf. vocabulaire p. 998 et suiv.).

Les unités élémentaires qui constituent tous les cormes de Plumulariides sont les zoides et les axes. Par des procédés d'intégration, ils forment des unités cormales de plus en plus complexes (transfert d'autonomie), qui peuvent — après des fractionnements de la puissance cormogénétique (c'est toujours la création de nouveaux axes) — se grouper selon des modes variés en cormes très compliqués.

Les Plumulariides sont polymorphes, c'est-à-dire qu'il y a des zoides de formes différentes: les gastrozoides, les nématozoides et les gonozoides qui sont intégrés en des unités cormales complexes primaires appelées cormidies. Les cormidies (sauf les gonocormidies) se groupent primitivement le long de l'axe cormidial primaire en monopodes primaires (cf. pp. 891-97 et 900-04).

Des monopodes primaires peuvent se grouper le long d'axes stolonaux en complexes cormaux plus grands (cormogénèse stolonale); ou bien des monopodes primaires se ramifient selon des modes variés (cormogénèse cormidiale) de façon à former des cormoïdes (complexes cormaux autonomes) cormidiales complexes (cf. p. 904-07).

Des monopodes se transforment en rhachies, en diplo- ou polyrhachies qui fonctionnent comme des axes principaux donnant naissance à d'autres axes (cf. p. 908-19).

Dans la fraction stolonale de la cormogénèse nous avons également des sous-fractionnements: des stolons verticaux contribuent à former des axes polysiphoniques, ce qui permet d'augmenter encore le nombre de combinaisons possibles (cf. p. 945-60).

Parmi les *Statopleinae* il y a des formes hautement évoluées, dans cette sous-famille nous trouvons des complexes cormaux supplémentaires: les organes sexuels accessoires. Ce sont des organes du cormoïde entier; leur complexité dépend du niveau d'intégration donc d'évolution de l'espèce. Il est fort intéressant de voir les analogies avec l'évolution des fleurs des plantes (cf. p. 932-44).

Nous essayons de formuler des lois cormogénétiques communes à tous les cormes d'animaux. Les plus importantes sont la loi du fractionnement des puissances cormogénétiques et la loi de transfert d'autonomie (cf. p. 963-74).

Nous distinguons trois catégories d'âges dans les cormes: l'âge complexe, l'âge topologique et l'âge absolu (cf. p. 971-74).

Souvent des cormes sont de bons modèles des relations ontogénétiques phylogénétiques (principe de récapitulation) parce que

des structures formées en premier lieu dans la cormo-ontogenèse (qui sont donc proximales dans le corne), ont souvent des caractères plus archaïques que des structures plus distales dans le corne (cf. p. 979-83).

Il faut distinguer différentes catégories d'homonomies dans les cornes. A propos de certaines structures nous posons des questions générales d'homologie et d'analogie (cf. p. 983-89).

## SUMMARY

Of all animals having a cormal organisation, Plumulariids are those which have the most complicated structure with their system of proliferating axes resembling higher plants.

The constitution of the cormae has been studied by comparative morphological methods. The cormal complexes have been analyzed and an attempt has been made to establish homologies and homonomies. New terms have had to be invented and others redefined (cf. vocabulary, pp. 998 and foll.).

The elementary units which are common to all cormae of Plumulariids are the zoides and the proliferating axes. By a process of integration they form more and more complex cormae (transfer of autonomy) which are able—after the cormogenetic power has been broken up fractioning (by the creation of new axes)—to group themselves in different ways into very complicated cormae.

Plumulariids are polymorph, i.e. have different types of zoides: gastrozoids, nematozoids, gonozoids, which are integrated into complex cormal units known as cormidia. The latter (except the gonocormidia) are primitively grouped along the cormidial primary axis in primary monopods (cf. p. 891-97 and 900-04).

Primary monopods are able to group themselves on stolonie proliferating axes, forming larger complex cormae (stolonie cormogenesis); or primary monopods become ramified in different ways to form cormoids (autonomous cormal complexes) cormidial complexes (cf. p. 904-07).

Monopods are able to become rachis', diplo- or poly-rachis' which function as main axes giving rise to other axes (cf. p. 908-19).

In the stolon-fraction of cormogenesis, sub-fractions may be formed: vertical stolons which contribute to the formation of

polysiphonic axes thus increasing the number of possible combinations (cf. p. 945-60).

In *Statopleinae* are found to be highly evolved forms with supplementary cormal complexes bearing accessory sexual organs. These are organs of a whole cormoid, their complication depending on their integration level hence on the degree of evolution of the species. Analogy with the evolution of flowers is stressed (cf. p. 932-44).

An attempt has been made to formulate cormogenetic laws which apply to all animal cormae and of which the most important are: the law of fractioning of the cormogenetic power and the law of transfer of autonomy (cf. p. 963-74).

Three age categories are recognized in cormae: a complex age, a topological age and an absolute age (cf. p. 971-74).

Cormae are often good examples of ontogenetic-phylogenetic relationships (principle of recapitulation) because structures which appear first during cormo-ontogenesis (proximal in the corma) often have more archaic characters than those which are more distal (cf. p. 973-83).

Different types of homonomies are recognized in the cormae. The general question of homology or analogy is raised (cf. p. 983-89).

















## ERKLÄRUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN IM TEXT

### Verwendete Abkürzungen:

AbHth	Abortivhydrothek	Ko	Kormidium
ASt	Apicalstolon	MKl	Metakladium
B	Basisabschnitt eines Primärmonopodiums	MPKl	Metaparakladium
BKl	Basiskladium	NKl	Nematokladium
Co	Corbula	Nth	Nematothek
		PKl	I. II. III. Parakladium (versch. Ordnungen)
DRh	Diplorhachis	Pm	Pedunculum
ÖKl	Gonokladium	PoRh	Polyrhachis
GKo	Gonokormidium	PRh	Pararhachis
Gth	Gonothek	PSg	Prosegment, Vorsegment
HSt	Horizontalstolon	PsRh	Pseudorhachis
Hth	Hydrothek	R	I. II. III. Ramus (versch. Ordnungen)
ISg	Intersegment, Zwischensegment	Rh	Rhachis
Ka	Kaulus	SRh	Semirhachis
Kl	Kladium		



*Verwendete Symbole:*

	Hydrothek	$\alpha$	Aufrisswinkel
	Rhachishydrothek	$\gamma$	Grundrisswinkel
	Abortivhydrothek		Versalproliferation
	Nematothek		Lateralproliferation
	Rhachisnematothek		Frontalproliferation
	Primärmonopodium (meist Kladium)		Dichotomie
	Rhachis		Septen kormidialer Sprossachsen
	Diplorhachis		Wirtel
	Polyrhachis		aufgelöster Wirtel

## VOCABULARIUM

## Verwendete Zeichen:

- \* neugeprägt
- ) undefiniert
- + absichtlich nicht mehr verwendet  
(weil missverständlich)
- ++ veraltet

## A

## Abortivhydrothek

Bei Rhachien und im proximalsten Segment vieler Basiskladien ist die Hydrothek reduziert. Solche reduzierte oder rudimentäre Hth. nennen wir A.

BEDOT: + mamelon caulinare

FAURE, NUTTING:

+ Pseudonematothek 912, 917, 978

accessorische Tuben, — Siphone	in gemischt kormidial-stolonalen Sprossachsen (polysiphonen Spr. Achsen) die stolonalen Tuben ohne Proliferationspotenz (Begleitstolon).
accessorische Sexualorgane	siehe Sexualorgane, accessorische
Alter	972, Tab. 2
* absolutes —	973, Tab. 2
* komplexes —	973, Tab. 2
* topologisches —	973, Tab. 2
Alternation von Sprossachsen	Tab. 4, 913, 14, 15, 59
Altersgefälle	siehe Senilitätsgradient
Alterskategorien	siehe Alter
Amputation	
analog, Analogie	983-89, Tab. 4, 990
aniso — dichotom	894, 916
Anlagen, phylogenetische —	986
Apicalstolon	stolonale Fortsetzung kormidialer Sprossachsen 904, 951, Tab. 3, Abb. 34 HADZI: + Kaulostolon BILLARD: ) Stolon ist ein Meta-Parakladium 1. Ordnung FAURE: région apicale BEDOT f. * Meta-Parakladium
Apicalteil der Corbulacosta	
+ apophyse	NUTTING f. * Meta-Parakladium
+ appendages of hydrocladium	BEDOT f. Segment siehe Ramus
article	siehe Propagation, asexuelle
Ast	URBANÉK f. Kormogenese, Stockwachstum
asexuelle Propagation	
Astogenese	
* Aufrisswinkel zwischen zwei Sprossachsen	923, 959, Abb. 19
Aufspaltungsphänomene	975, 77
Auseinanderrücken von Strukturen	976, 78
Ausfallsphänomene	913, 975-77
autark, Autarkie	898, 902, 62, 64-66, 79

- \* Autarkon 966
- autolysieren, Autolyse 961
- \* Automanifestation PORTMANN: Selbstdarstellung 598, 964, 65
- Autonomie, autonom Taf. I, 897-99, 962-65
- \* Autonomieverlagerung Taf. I, 898, 963 ff.
- \* Autonomon 897, 966
- Autozoid autarkes, autonomes Zoid

## B

- \* Basalstolon Definition siehe
- \* Horizontalstolon Verschiedene: Rhizostolon ist ein Meta-Basiskladium Faure u.a.: région basale
- Basalteil der Corbulacosta
- \* Basalteil (Abschnitt) des Primärmonopodiums 903, 909
- \* Basiskladium \* Trägerkladium, ein Kladium, das Parakladien trägt 929
- \* Begleitstolon Vertikalstolon einer gemischt polysiphonen Sprossachse ohne Multiplikationspotenz = accessorischer Tubus, Siphon
- biogenetisches Grundgesetz 982, 990
- Blüte 943
- Botanik 903, 43, 88, 91, 92
- branche, rameau frz. f. Ramus
- + branchlet NUTTING u.a. f. Kladium

## C

- + Caulus Kaulus
- circllet, whorl engl. f. Wirtel
- + Cladium Kladium
- clasper ALLMAN f. Nematophore
- Clon 990
- Coenosark Ento- und Ectoderm ohne Periderm
- + Colony NUTTING u.a. f. Kormoid
- + Cormidium Kormidium

+ Cormus	Kormus
Corbula	939, Abb. 32, 33, Taf. III, IV
Corbulacosta	940
Corbularhachis	940
Costa (Corbula-)	siehe Corbulacosta
côte	frz. f. Corbulacosta
côte proprement dite	LELOUP f. Apicalteil der C. costa

## D

Dactyloméride	BILLARD f. Nematophore, Machozoid
Dactylothèque	BILLARD f. Nematothek
Delegierung	Taf. I, 969, 990
Dichotomie	905, 16, 58, 77
Dimorphismus sexueller — der Corbula	931
* Diplorhachis	916, Tab. 3

## E

Ectoderm	961
* Einheiten, kormale —	siehe kormale E.
* Elementareinheiten, kormale —	siehe Grundeinheiten
* Elementarsprossachsen	893
Entoderm	961
evolutiver Trend	von engl. evolutionary trend
Exoskelett	siehe Periderm
extensiv, — e Formbildung, Extensivierung	963

## F

Fächel (sympodium)	als F. fasste DRIESCH fälschlicherweise die Rhachis auf Abb. 1, 11 BILLARD: sympode hélicoïde
fascicled stem	engl. f. polysiphoner Stamm Stelechos



- Federform von Kormoiden  
oder kormalen Kom-  
plexen 912, 16, 68, 88, Tab. 4
- \* Fertilitätsdichte Fertilitätsquotient
- \* Fertilitätsquotient Fertilitätsdichte 950
- Formbildung, extensive —  
intensive —
- Fortpflanzung,  
asexuelle — siehe Propagation
- \* Fraktionen der Kormen-  
bildungspotenzen kormi-  
diale — stolonale — 900, 964
- \* fraktionierte Genese 964, 969
- \* Fraktionierung (der Kormen-  
bildung) siehe Ramification, frontale
- \* frontale Proliferation  
frontale Seite (eines Kormi-  
diums, einer kormi-  
dialen Sprossachse, eines  
Kormoids) 894, 95, 902, 24, 25

## G

- \* Genese, fraktionierte siehe fraktionierte G.
- Gestaltsevolution 989
- Gastrozoid 891
- ++ gonangial leaf NUTTING f. Corbulacosta
- + gonoclade LELOUP f. Corbularhachis
- + gonoclade BILLARD f. Gonokormi-  
dium ?
- + gonohydroclade LELOUP f. Basalteil der  
Corbulacosta, Metabasis-  
cladium
- ) Gonokladium 931, 933-36, 43 Tf. III, IV
- \* Gonokormidium 896, Abb. 3, Tab. 3
- + Gonoméride BILLARD f. Gonozoid
- Gonophore 892
- gonorhachis 960, Abb. 29-33, Tab. III, IV
- Gonosom primäre und accessorische  
Sexualorgane
- Gonothek 892
- Gonozoid
- Gradient 892
- \* Integr.- und \* Komplexi-  
täts-, kormoontogene-  
tischer 920/1

- morphophysiologischer  
 — (siehe URBANEK 1960) 990  
 Senilitäts- 974  
 \* Grundelemente, tektonisch-morphologische Grundeinheiten 891, 969, Tf. I, Tab. 2  
 \* Grundrisswinkel zwischen zwei Sprossachsen 922, 959, Abb. 19
- H
- Hauptsprossachsen eines Kormoids 908  
 Haupttubus einer polysiphonen Sprossachse 956  
 hélicoïde, sympode hél. BILLARD f. Fächel-symphodium  
 heteromorph 908  
 Heteromorphose 976, 78  
 homogenetisch 984, 86  
 homoïolog, Homoïologie 986, Tab. 4  
 homolog, Homologie 983-89  
 homomorph 897, 904, 08, 12, 62, Tf. I  
 homonom, Homonomie 984  
 \* horizontale Fraktion der stolonalen Kormenbildung 947  
 horizontale Wachstumsrichtung von Stolonen 947, 968  
 \* Horizontalstolon Basalstolon, dem Substrat entlang wachsendes Stolon  
 Hydranth 891  
 hydranthophore BILLARD f. Kaulom  
 + Hydrodème BILLARD f. Kormoid  
 + Hydrokaulus Kaulus  
 + Hydrokladium Kladium  
 + Hydroméride BILLARD f. Zoid  
 + Hydrophyton ALLMAN, BALE u.a. f. Gesamtheit aller Sprossachsen ohne die Zoide  
 + Hydrorhiza KÜHN, STECHOW, u.a. f. horizontale Fraktion des Stolonensystems, Gesamtheit der Horizontalstolone

+ Hydrosom	ALLMAN f. ganzer Kormus, Gesamtheit aller Spross- achsen und Zoide. Stolon- verband, Kormus
Hydrothek	891

## I J

Individualität	889, 990
+ Individualitätsstufen	HAECKEL f. Autonomie- stufen
+ Individuum	Zoid
Individuum	904, 966
Inhibition, inhibitorisch	990
Insektenstaaten	966, 90
Integration, integrieren	(oft verwendetes Begriff)
Integrationsgradient	
kormoontogenetischer	920
Integrationshöhe	
Integriertes Wachstum	971
intensiv, -e Formbildung	963
+ intermediate internode	NUTTING f. Intersegment, Zwischensegment
++ Internodium	Segment einer kormidialen Sprossachse 903
engl. internode	
* Intersegment	Zwischensegment
* intrapodiale Ramification	904, Tab. 3
Intrathecalseptum	innerhalb der Hydro- oder Nematotheken gebildete Septen
Isochronen	974, 980
Isodichotomie	905
Isomorphen	980

## K

Kaulom	Stiel des Einzelzoids
+ Kaulostolon	HADZI f. Apicalstolon
) Kaulus (allg.)	monosiphone Hauptspross- achse eines Kormoids 949
) Kaulus primärmonopodia- ler —	904
Kladiumwirtel	918
) Kladium	von Rhachis, Diplo- oder Polyrhachis abgehendes Primärmonopodium 909

Kladiumsebene	918, 19, 24
Knospung	Proliferation
+ Kolonie	Kormus, Kormoid 889, 97
* Komplex, kormaler —	jedes aus mehreren kormalen Einheiten zusammengesetzte Gebilde
Komplexität	897
* Komplexitätsgradient kormoontogenetischer —	920
* Komplexorgan	Organ im Dienste eines ganzen kormalen Komplexes und nicht einzelner Strukturen 951
Komplizierung, morphologische —	976, 78, 81
Koordination	897, 98, 943, 67, 69
* kormale Einheit	891-97, 964, 69, Tf. I, Tab. 1, 2
* Kormenbildung	897-900, 962 ff.
* Kormenbildungspotenzen	
* kormidiale —	967
* stolonal-horizontale —	967
* stolonal-vertikale —	967
* kormidial	894, 900
* kormidial-stolonal kombinierte Sprossachsen	siehe Sprossachsen
Kormidium	894, 897
steriles —	894, Abb. 2
* Gono-	896, Abb. 3
* Kormidiumsprossachse, kormidiale Sprossachse	893, 900
+ kormische Kolonie	HADZI f. kormidiales (monosiphones) Kormoid
Kormogenese	siehe Kormenbildung (ontogenetisch und phylogenetisch)
* Kormoid	jeweils einen Stamm besitzender (vertikaler) kormaler Komplex 948, Tab. 3
— monosiphones —	920, 920-45, Tf. II
— polysiphones —	947-61
Kormoontogenese	
* kormoontogenetischer Integrationsgradient	920/21
* kormoontogenetischer Komplexitätsgradient	920/21



- |                           |   |
|---------------------------|---|
| Kormus                    | Gesamtheit aller verbundenen Strukturen<br>897, Tf. I |
| + Kormus                  | HADZI f. Kormoid                                      |
| Krümmung von Sprossachsen | 925, 78, Abb. 20                                      |
| * Kryptodichotomie        | 917, Abb. 16  |
- 
- L
- |   |  |
|---|--|
| Lage, relative von kormalen Einheiten                           | 976, 78  |
| laterale Seiten eines Kormidiums, einer kormidialen Sprossachse | 894  |
| ) laterale Knospung, Proliferation, Ramifikation                | siehe Ramification, laterale   |
| + laterale Knospung   | DRIESCH f. jede nicht stolonale und nicht stolongene Verzweigung, also synonym mit kormidial |
| laterale Nematotheken   | die paarigen Nematotheken direkt oberhalb der Hydrothek eines Kormidiums                     |
- 
- M
- |  |   |
|--|---|
| Machozoid  | 892                                     |
| mamelon caulinaire   | BEDOT f. rhachiale Abortivhydrothek     |
| Manifestation, morphologische —  | 898, 964, 65                            |
| Manifestationswert, morphologischer —                                  | PORTMANN: Darstellungswert 898, 964, 65 |
| Marginalzähne  | Zählung des Hydrothekrandes (Periderms) |
| * Maximalausgestaltung   | 921, 22, 56, 63, 71, 72, 79             |
| maximales komplexes Alter und maximale Grösse eines kormalen Komplexes | 922                                     |

- meristisch 984  
 mesiale Nematothek (hps. Statopleinae) die unpaare Nth. unterhalb der Hth. eines Kormidiums, sie ist vielleicht aus zwei verschmolzenen Nth. zusammengesetzt 907, 78
- \* Metabasiskladium Kladium, welches Parakladien trägt und reduziert ist 931
- \* metagen von einem ursprünglichen, primären Zustand sich unterscheidende, abgeleitete Eigenschaften einer Struktur oder eines Komplexes 983
- Metakladium kann Gonokladium, Nematokladium oder Gono-Nematokladium sein. Meta-Basiskladien haben eine reduzierte Anzahl Segmente (Kormidien). 930, Tab. 3
- metamer Gliederung eines Organismus in aufeinanderfolgende Segmente, resp. Aufbau aus aufeinanderfolgenden Segmenten 984
- \* Metaparakladium Parakladium, welches ein Metakladium ist, meist Nematokladium oder Gonokladium 929
- monopodial, Monopodium Abb. 1
- \* Monopodium, primäres monosiphon siehe Primärmonopodium rein kormidiale Sprossachsen (Kauli und Rami) und Kormoide
- morphologischer Manifestationswert PORTMANN: Darstellungswert 898, 964, 65
- morphophysiologischer Gradient (siehe URBANEK 1960) 989
- multiple Genese BRIEN 1954
- \* Multiplication, kormale 898, 969
- \* Multiplicativpotenz 953, 56, 57
- Mutation 983

## N

Naturexperiment	980
Nematokladium	931
Nematophore	ALLMAN: clasper; HINCKS: sarcostyle 892
Nematothek	892
Neuauftreten von Strukturen	975, 986
++ Nodium	für Septum zwischen zwei Segmenten einer kormi- dialen Sprossachse 903

## O

Ontogenese (Kormoonto- genese) ontogenetisch	920-26, 979-83
Organ, kormales —	nicht autonome kormale Funktionseinheit Tab. 2
Organ (Komplex-) siehe Komplexorgan	

## P

* Parakladium	928, 29, Tab. 3, Tf. III, IV
* Pararamus	929
* Pararhachis	Corbula- und Pseudocorbu- larhachis
	929, Tab. 3, Tf. III, IV
Pedunculum	frz. pédoncule proximaler, primärmonopodialer Teil einer Sprossachse, welche distal zur Rhachis wird, also auch der „Stiel“ der Corbula und der Pseudo- corbula 914, Tab. 3
Periderm	Exoskelett der Hydroiden
peripher im Stolonsystem	distal
+ Person	KUHN u.a. f. Zoid
Personalität	889
+ Personenwert	889
Pflanzen	943, 64, 91
+ phylactocarps	ALLMAN u.a. f. Meta- basiskladien Meta-Parakladien
+ Phylaktocarprien	
+ Phylaktogonien	

	Nematokladien
	Corbula
	Pseudocorbula
	also für accessorische
	Sexualorgane
phylastogeny	URBANEK 1963 p. 237 f.
	Kormophylogenese
Phylogenese, phylogenetisch	Tf. II, IV, 926-28, 932, 980-89
phylogenetische Anlagen	986
pinna	BALE f. Kladium
Planula	freibewegliches Ausbreitungsstadium der Plumulariiden. Sie bildet zuerst eine primäre kormidiale Sprossachse mit einem Kormidium.
Polarität von Sprossachsen	990
polymorph, Polymorphismus	897, 900, 969, Tf. I
* Polymorphismus, primärer sekundärer usw.	969, Tf. I
Polyp	972
* Polyrhachis	918, Tab. 3
polysiphon	aus mehreren stolonalen und kormidialen Tuben (Siphonen) gebildete Sprossachse (Stelechos oder polysiphoner Ramus); Kormoid mit polysiphonen Sprossachsen.
Population	990
Potenzen	
— kormogenetische	zur Kormenbildung führende P. siehe Kormenbildungspotenzen
— (kormogenetisch-) multiplicative	953, 56, 57
— proliferative	909, 14, 45, 75
— vitale	962, 66
— spezifische	arttypische Vitelpotenzen
+ Praecorbula	KÜHN u.a. f. accessorische Sexualorgane ohne Pararhachis (Genus Cladocarpus)
* Primärkormus	969, Tf. I



- \* —, unintegrierter 962, 63, 969, Tf. I
- \* Primärmonopodium 900, 01, Abb. 4, 900-19
- \* Primärstolon 912, 46
- Proliferation Knospung, Sprossung, Ramification
- Proliferationspunkt 923
- Proliferationstypen resp. modi siehe Ramification
- Propagation, asexuelle 893, 898, 962, 63, 971
- Propagationsorgane 946, 51, 67
- \* Prosegment Vorsegment
- 303, Abb. 9-11, Tab. 3
- + protectiv branchlet NUTTING f. Meta-Parakladien, die accessorische Sexualorgane sind
  
- Pseudocorbula Sexualorgane Lytocarpus — Pleurocarpa — Gruppe aus Pararhachis und Metakladien (Gono-Nematokladien) 934
- Pseudomonopodium 894, 95, 901
- + Pseudonematothek für Abortivhydrothek 912
- \* Pseudopararamus sympodial aufgebauter Pararamus aus Parakladien 929
- \* Pseudoramification 956
- \* Pseudoramus 956
- \* Pseudorhachis 912, Abb. 11, Tab. 4

## Q

- qualitative Veränderungen siehe Veränderungen
- quantitative Veränderungen
- gen
- \* Quotient, Fertilitäts — 950

## R

- rachis engl. f. Rhachis
- + Radizellen HADZI f. Rhizostolone
- rameau, (branche) frz. f. Ramus (Ast)
- Ramification
- monosiphoner (kormidialer) Sprossachsen: 904-919, Abb. 5-18, Tf. II

dichotome —	905
* frontale —	907, Abb. 5, 15
* laterale —	906, Abb. 7, 8, 12-14
* versale —	905, Abb. 6, 8-11
— polysiphoner	
Sprossachsen:	956-958, Tf. V
* kormidiale —	957
* stolonogene —	956, 7
* stolonial-	
dichotome —	958
* Pseudo —	956
* intrapodiale, innere	918, Abb. 17, Tf. II
Ramificationsmuster	958, 9, Abb. 18, Tf. II, Tab. 4
++ ramule	BALE f. Kladium
) Ramus allg.	949
Ramus, monosiphoner	914, 920
— primärmono-	
podialer	904
— polysiphoner	954, 956-58
Ramusebene	Parallel von einer über- geordneten Sprossachse ausgehende Rami bilden R. 924
Regeneration	963, 72, 76
Reintegration	918
Rekapitulation	982, 90
relative Lage von Struk- turen	976, 78
* Restautonomie	959, 64, 66
) Rhachis	912, Abb. 12-20, 23-33, Tf. II, III, IV, Tab. 3, 4
Corbula-	929, Abb. 31-33, Tf. III, IV
Diplo-	916, Abb. 16, Tf. II, Tab. 3
Gono-	960, Abb. 23, 29-33, Tf. III
Para-	929, Abb. 31-33, 35, Tf. III IV, Tab. 3
Poly-	918, Abb. 17, Tf. II, Tab. 3
Pseudo-	912, Abb. 11
Semi-	912, Abb. 10
+ Rhizocaulom	} SCHNEIDER und viele deut- sche Autoren f. Stelechos
+ Rhizocaulus	
) Rhizostolon	951, Tab. 3
+ Rhizostolon	HADZI f. Basalstolon, Hori- zontalstolon

## S

Sarkostyl	Machozoid, Nematophore
Sarkothek	Nematothek
scorpioide, sympode —	BILLARD f. Sichelsympodium
Seitenstolon	894, 903
Sekundärkormus	969, 970, Tf. I
Sekundärmonopodium	913-21
Sekundärstolon	894, 904, 57
Selbstdarstellung	PORTMANN f. Automanifestation (siehe dort)
* Semirhachis	Rh. mit einseitiger Anordnung der Kladien
	912, Abb. 10
Seneszenz	963, 79, 90
senil	974
Senilitätsgradient	974
Septum	903
—, intrathekales	siehe Intrathecalseptum
Seriation, kormale —	962, 63
Sexualdimorphismus	931, 40
Sexualorgane	Gonosom
— accessorische	929-45, 930, 1, Abb. 24-33, Tf. III, IV
—, primäre	926
Sichel, Sichelsympodium	siehe Abbildung 1, 9, 10, BILLARD: sympode scorpioide
Siphon	953
solitäres Kormidium	978, 79, Tab. 2
solitäres Zoid	893, 962, 63, Tab. 2
Soziologie	966
Sprossachse <sup>1</sup>	892, 3
Stamm	Hauptsprossachse eines Kormoids (Kaulus oder Stelechos)
* Stelechos	polysiphoner Stamm 949
Sterblichkeit, sterblich	971, 72
steril	943, 44
steriles Kormidium	894, 5
Stockwachstum	
Kormogenese	991, 92

<sup>1</sup> Wir unterscheiden horizontale und vertikale; mono- und polysiphone; kormidiale, stolonale und gemischt kormidial-stolonale Sp.

Stolon, stolonar	893, 945-61, Tf. V
— *, Apical-	904, 954
— *, Basal-	
— *, Horizontal-	
— *, primäres —	946
— ), Rhizo-	951, Tab. 3
— Seiten-, Sekundär-	894, 904, 57
— Vertikal-	953, 54, 68, 65
stolonar-dichotome Rami-	
fikation	958
stolonale Organe	951-54, Tab. 4
stolonale kormogenetische	
Potenzen	945-61
stolonogen	von einem Stolon hervor-
	gebracht
Stolonplatte	950, 67
* Stolonssystem	945
—, echtes	947
—, horizontales	949, 60, 68, Tab. 4
—, vertikales	947-49, 53-54, Tab. 4
—, horizontal-vertikal	
kombiniertes	979
* Stolonverband	Kormus 945
* Struktur, kormale	allgemeinster Ausdruck für
	irgend einen Teil eines
	Kormus
* Subkomplex	928-31
Substrat	fremder Untergrund, wor-
	auf der Kormus oder das
	Kormoid betestigt sind
Sympodium, sympodial	
Sympodium, sympodial	894, Abb. 1
Sympodium, Fächer-	Abb. 1, 11
—, Sichel-	Abb. 1, 9, 10
Synorganisation	960

## T

Tentakel	892, 900
Teratologie, teratologisch	980
terminale (vorauswach-	
sende) Vegetationsspitze	946
Thornsteinsons'sche Regel	980
Tierstock	889, 983
Tierverband	889
tige	frz. f. Stamm



* Trägerkladium	Basiskladium
Trend, evolutiver aus engl.: evolutionary trend	943, 960
Trophosom	Gesamtheit aller sterilen Strukturen eines Kormoids
Tubus	Siphon

## U

Überkomplex	928, 63, 73, Tab. 2
Umpolung von Sprossachsen	976, 78
* Umrisslinien eines kormalen Komplexes z. B. Kormoids	922, 959, Abb. 18, Tab. 4
* Umrissmuster eines kormalen Komplexes	siehe Umrisslinie
Unsterblichkeit	963, 71, 72
Unterkomplex	972, 73, Tab. 2

## V

Vegetationsspitze einer Sprossachse, terminale	946
vegetative Fortpflanzung, Vermehrung	siehe asexuelle Propagation
Veränderung	974-88
—, der relativen Lage	976-78
—, qualitative	976
—, quantitative	975-77
Verbreiterung von Nematokladien	978, 939/40
Verdickung von Sprossachsen	917, 98
Verdoppelung	917
Vereinfachung von Strukturen	976, 78
Vergrößerung von Strukturen	976, 78
Verkleinerung von Strukturen	976, 78
versale Proliferation	siehe Ramification, versale
versale Seite einer kormalen Sprossachse, eines	

Kormidiums, eines Kormoids	894, 924
Verschmelzung von Strukturen	939, 50, 54, 60-61, 75-78, 81, Tab. 4
Verstärker	951, 54, 56
* Verteilungsmuster der Sexualorgane-	926, 50, 59, 88, Abb. 35
* vertikale Fraktionen der stolonalen Kormenbildung	900, 48, 86
vertikales Wachstum von Stolonen	947, 53, 68
* Vertikalstolon	953 ff.
* Verzweigungsmuster Vorsegment	Ramificationsmuster Prosegment

## W

Wachstum	898, 971
—, integriertes	971
—, kormales	971-75
whorl, circlet	engl. für Wirtel
Winkeldrehung	915, 977
Winkel zwischen Sprossachsen	919, 122, 24, 59, 77, 78
—, Aufriss —	923, Abb. 19
—, Grundriss-	923, Abb. 19
Wirtel	918

## Z

zentral im Stolonssystem	proximal 953, 54
Zoid	891
Zoidfläche	924, Abb. 19, Tab. 4
Zusammenrücken von Strukturen	976, 78
+ Zweig	STECHOW f. Ramus
Zwischensegment	Intersegment

## BIBLIOGRAPHIE

Die ältere systematische Literatur ist hier nicht aufgeführt, das meiste ist bei BEDOT 1921-1923: *Notes systématiques sur les Plumularides* zusammengestellt. Hier seien lediglich die Namen der wichtigsten Autoren angegeben:

ALDER, J.	LAMARCK, J.
BABIC, K.	LAMOUREUX, J.
BALE, W.M.	LENDENFELD VON, R.
BEDOT, M.	MCCRADY, J.
BILLARD, A.	MARKTANNER-TURNERETSCHER, G.
BROCH, H.	MENEGHINI, G.
BUSK, G.	NUTTING, C. C.
CLARK, S. F.	PICTET, C.
CLARKE, S. F.	RITCHIE, J.
FEWKES, J. W.	SARS, G. O.
HELLER, C.	SCHNEIDER, K. C.
HINCKS, T.	STECHOW, E.
JÄDERHOLM, E.	TORREY, H. B.
JOHNSTON, G. H.	WARREN, E.
KIRCHENPAUER, G. H.	

Die neuere systematische Literatur wurde nur in das Literaturverzeichnis aufgenommen, soweit sie mit dieser Arbeit in einer direkten Beziehung steht.

Die wichtigsten, der im Literaturverzeichnis fehlenden Autorennamen seien hier aufgezählt:

DA CUNHA, A. X.	NICOLAS, E. G. S.
DEEVEY, E. S.	PENNYCUICK, P. R.
FRASER, C. Mc L.	ROSSI, L.
HAMOND, R.	TOTTON, A. K.
HODGSON, M. M.	TREBILCOCK, R. E.
JARVIS, F. E.	VERVOORT, W.
KRAMP, P. L.	

- ARBER, A. 1950. *The Natural Philosophy of Plant Form*. Cambridge Univ. Press.
- BÄSCHLIN, K. 1931. *Reduktionserscheinungen bei Hydroiden*. Verh. Schweiz. Nat. Forsch. Ges. 3, 341 Chaux-de-Fonds.
- BEDOT, M. 1917. *Le genre Antennella*. Rev. suisse Zool. 25, 5, 111-129.

- BEDOT, M. 1917. *Le genre Nemertesia*. Mém. Soc. Phys. et Hist., Nat. Genève 39, 1, 15-52.
- 1918. *Essai sur l'évolution du règne animal et la formation de la société*. Alcan/Georg édit. Genève et Paris.
- 1919. *Le développement des colonies d'Aglaophenia*. Comptes rend. Séances Soc. Phys. et Hist. nat. Genève 36, 50 ff.
- 1921-1923. *Notes systématiques sur les Plumularides*. Hier ist die ältere systematische Literatur zusammengefasst.
- 1921. Id., 1<sup>re</sup> partie. Rev. suisse Zool., 28, 15, 311-356.
- 1921. Id., 2<sup>e</sup> partie. Rev. suisse Zool., 29, 1, 1-40.
- 1923. Id., 3<sup>e</sup> partie. Rev. suisse Zool., 30, 7, 213-242.
- 1922. *Les caractères sexuels secondaires des Plumularides*. Rev. suisse Zool., 29, 4, 147-166.
- BEKLEMISEV, V. N. 1950. *K probleme individualnosti o biologii*. Usp. Sov. Biol., 29, 1, 91-120 Moskva.
- 1958. *Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen* (russ. Orig. Moskau 1952). Band 1 Promorphologie. Berlin, 1-441.
- BEUTLER, R. 1926. *Beobachtungen an gefütterten Hydroidpolypen*. Zschr. vergl. Physiol. (Abt. C. Zschr. wiss. Biol.).
- BILLARD, A. 1904. *Contribution à l'étude des Hydroides*. Ann. Sc. nat. 8<sup>e</sup> série Zool. 20, 1-236, Paris.
- 1913. *Les Hydroides de l'expédition du « Siboga »*. I. Plumulariidae. — Résultats expédition du « Siboga » Monogr. 7 (a) Leiden.
- BOUILLON, J. 1957. *Etude monographique du genre Limnocnida (Limnoméduse)*. Ann. Soc. Royale Zool. Belg., 87, 2, 251-500.
- BRIEN, P. 1942. *Etudes sur deux Hydroides gymnoblastiques*. Acad. Royale Belge sc. mém. coll. 8<sup>o</sup>, 20, 1 ff.
- 1954. *A propos des Bryozoaires Phylactolémates*. Bull. Soc. Zool. France 79, 4, 203-239.
- BRINCKMANN, A. Neben andern Arbeiten: *Über den Generationswechsel von Eucheilota cirrata* (Hæckel). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 31, 1, 82-89.
- BROCH, H. 1924. *Hydroida und Trachylina*. Handbuch der Zoologie begonnen von W. Kückenthal, 1.
- 1933. *Zur Kenntnis der adriatischen Hydroidenfauna, (Arten und Variationen)*. Skrifter av det Norske Videnskaps, Akademi i. Oslo. I. Mat. Naturv. Klasse 1933. 4.
- CAULLERY, M. 1913. *Les problèmes de la sexualité*. Bibliothèque de Philosophie scientifique, Paris.
- CHILD, Ch. M. 1915. *Individuality in Organisms*. 1-361, Chicago.
- 1941. *Patterns and problems of development*. 1-111, Chicago.
- CROWELL, S. 1957. (Together with WYTTENBACH Ch.). *Factors Affecting Terminal Growth in the Hydroid Campanularia*. Biol. Bull. 113, 2, 233-44.



- DRIESCH, H. 1889-1890. *Tektonische Studien an Hydroidpolypen*.  
 — 1889. I. *Die Campanulariden und Sertulariden*. Jenaische Zschr. Natw. 24 N.F. 17, 1, 189-226.  
 — 1890. II. *Plumularia und Aglaophenia. Die Tubulariden*. Id., 24 N.F. 17.  
 — 1890. III. (Schluss) *Antennularia*. Id., 25 N.F. 18, 467-479.  
 — 1890. *Die Tektonik von Plumularia catharina (Johnston) (ein Nachtrag)*. Zool. Anz. 60, 50.  
 — 1890. *Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung*. Biol. Centr. bl. 2, 1, 14-21.
- EMBERGER, L. 1951. *L'origine de la fleur*. Experientia, 7, 5, 161-168, Basel.
- FAURE, C. 1960. *Etude des phénomènes de reproduction chez Aglaophenia pluma (L.)*. Cah. Biol. Marine, 1, 185-204.
- GERARD, R. W. 1956. *Levels of Organization*. In: Currents in Modern Thought, 12, 5.  
 — 1957. *Units and Concepts of Biology*. Science, 125, 3245, 429-433.
- HADŽI, J. 1915. *Über die Regeneration (Renovation) der Hydranthen bei thekaten Hydroiden*. „Rad“, 208 (deutscher Auszug), 89-118.  
 — 1919. *Ergebn. biol. Erforsch. d. adriat. Meeres-Hydroiden-Kladogonie der Hydroiden und Stolonomie im Allgemeinen*. Nat. wsch. Erforsch. Kroatiens und Sloweniens 14, 1-30.  
 — 1925. *Variation des Gattungscharakters bei einem thekaten Hydroiden*. Zschr. wiss. Zool. 25.
- HÄCKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie*. Berlin.
- HAUENSCHILD, C. 1952. (Zusammen mit KANELIS). *Kulturversuche mit Hydractinia echinata*. Praktika der Athener Akademie 27, 11-18.  
 — 1953. (Zusammen mit KANELIS). *Experimentelle Untersuchungen an Kulturen von Hydractinia echinata zur Frage der Sexualität und Stockdifferenzierung*. Zool. Jahrbücher Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 64, 1, 1-96.  
 — 1956. *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung asexueller Klone bei der Hydromeduse Eleutheria dichotoma*. Z. Natf. 11 B, 7, 394-402.
- HYMAN, L. 1940. *The Invertebrates vol. I*. MacCraw-Hill, New York-London.
- JICKELI, C. F. 1882. *Der Bau der Hydroidpolypen II*. Gegenbaur's Morphol. Jahrb. 8, 580 ff.
- JUNGENSEN, H. 1886. *Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula*. Zschr. wiss. Zool. 47, 4.
- KÄLIN, J. 1935. *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne der Tiere*. Compt. rend. XII<sup>e</sup> congr. Intern. Zool. Lisbonne 1935, 647-664.

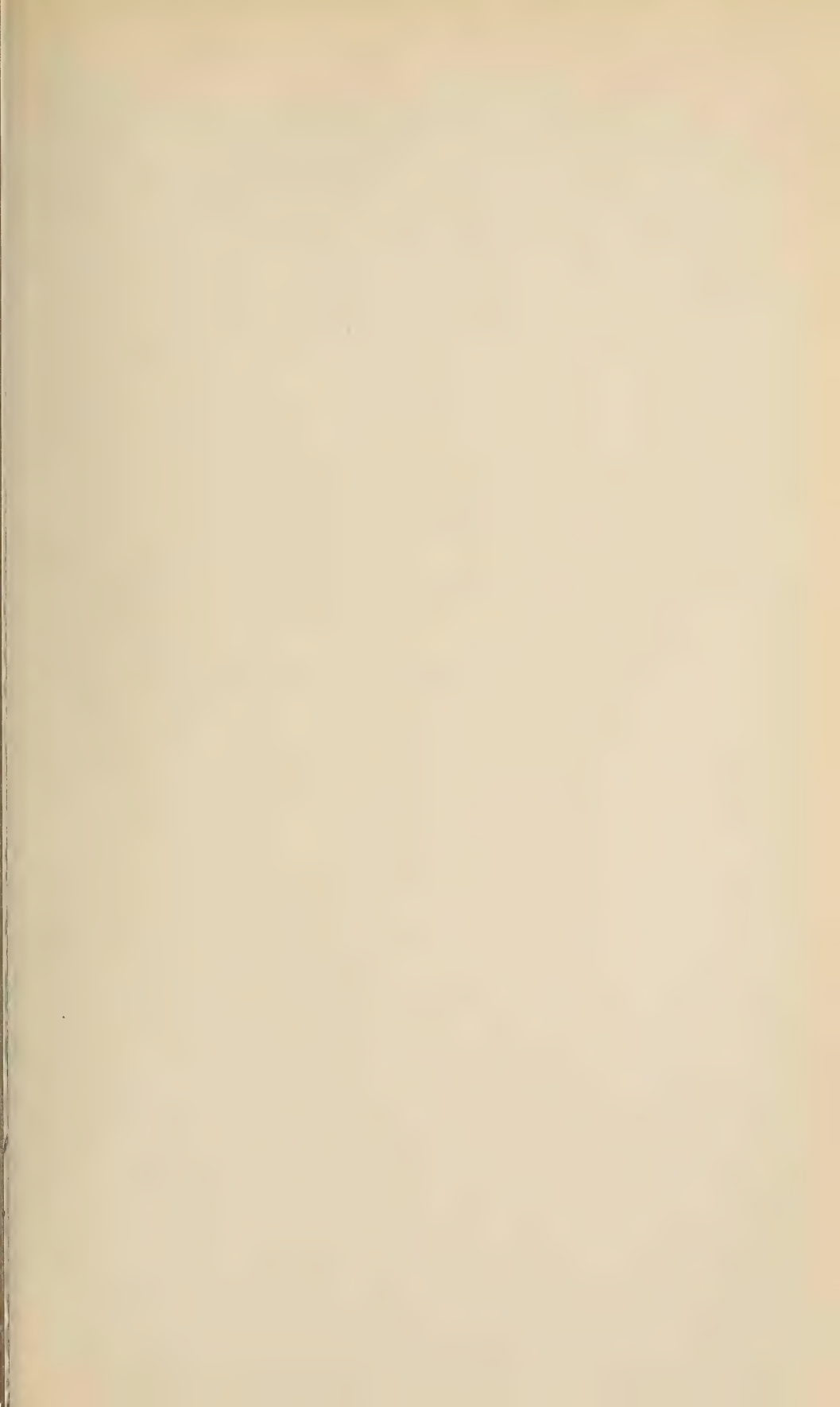
- KÄLIN, J. 1945. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen*. Bull. Soc. Fribourgeoise sc. nat. 37, part. scientifique, 1-30.
- KANELIS, A. Siehe HAUENSCHILD.
- KRYZANOWSKA, S. G. 1939. *Das Rekapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese*. Acta Zool. Stockholm 20, 1-87.
- KÜHN, A. 1909. *Studien zur Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden — I. Sprosswachstum und Polypenknospung bei den Thecaphoren*. Zool. Jahrb. 28, 2, 387-476.
- 1914. *Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen*. Ergebn. Fortschr. Zool. 45. 1. Teil: Hydroiden.
- LELOUP, E. 1932. *L'homologie des parties constituant les genres Thecocarpace et Aglaophenia et la classification des Aglaopheniidae*. Bull. Mus. royal d'hist. nat. Belgique, 8, 1, 1-26.
- 1933. *La morphogenèse des colonies chez l'hydraire Aglaophenia pluma (L.)*. Bull. Mus. royal d'hist. nat. Belgique, 9, 2.
- 1952. *Faune de Belgique Coelentérés*. Inst. roy. Sci. nat. Belge 1952, 1 283, und andere systematische Arbeiten.
- MERGNER, H. 1957. *Die Ei- und Embryonalentwicklung von Eudentrium racemosum Cavolini*. Zool. Zb. (Anat.) 76, 1, 63 164.
- MILLARD, N.A.H. 1962. *The Hydrozoa of the South and West Coasts of South Africa Part I The Plumulariidae*. Ann. South. African Museum 46, 11, 261 319.
- MILLER, R. L. Siehe OLSON C. C.
- NÄF, A. 1927. *Die Definition des Homologiebegriffes*. Biol. Zentralbl. 47.
- NAUMOW D. V. 1960. *Hydroids and Hydromedusae of the marine brackish and freshwater basins of the USSR*. Izdav. zool. inst. Akad. Nauk SSSR 70, 1 626.
- OLSON, C. C. 1958. (Together with MILLER R. L.). *Morphological Integration* Chicago.
- PARKER, G. H. 1920a. *Activities of Colonial Animals. I. Circulation of Water in Renilla*. Journ. Exp. Zool. Harvard Coll. 31, 3.
- 1920b. II. *Neuromuscular Movements and Phosphorescence in Renilla*. Id., 31, 4.
- PERRIER, E. 1897. *Les Colonies animales (et la formation des organismes)*. Masson édit., Paris.
- PETER, K. 1922. *Über den Begriff der Homologie und seine Anwendung in der Embryologie*. Biol. Zentralbl. 42.
- PLATE, 1922. *Allgemeine Zoologie I*. Jena.
- PORTMANN, A. 1960. *Neue Wege der Biologie*. Piper Verlag, München.
- REISINGER, E. 1961. *Morphologie der Coelenterata, acelomaten und pseudocoelomaten Würmern*. In: allgemeine Morphologie der Metazoa. Fortschr. d. Zool. 13, 18-38.

- REMANE, A. 1952. *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenie*. I. *Theoretische Morphologie und Systematik*. Akad. Verlagsgesellsch. Geest und Portig-Leipzig.
- RIEDL, R. 1959. *Die Hydroiden des Golfes von Neapel (und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen)*. Österr. Thyrrenia. Expedition 1952. Teil 16. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 30 suppl., 591-755.
- SCHENCK VON, D.A. 1962. *Spécialisation de la reproduction asexuelle de quelques hydroides vivants sur la Posidonia*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 32 suppl., 117-122.
- 1964. *A New Species of the Plumulariidae (Hydroidea): Aglaophenia harpago*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 34, 2.
- SCHNEIDER, D. 1959. *Der Aufbau der Bugula-Tierstöcke und seine Beeinflussung durch Aussenfaktoren*. Biol. Zbl. 78, 2, 250-283.
- 1961. *Über den Mechanismus des phototropischen Knospenwachstums bei marinen Bryozoen*. Zool. Anzeiger 23 suppl., 238-247.
- SCHNEIDER, K. C. 1898. *Hydroidpolypen von Rovigno, nebst Übersicht über das System der Hydroidpolypen im Allgemeinen*. Zool. Jahrb. (Syst.) 10, 472-555.
- SIMPSON, G. G. S. 1953. *The Major Features of Evolution*. Columbia Biological Series 17, Columbia University Press — New York.
- SPEMANN, H. 1915. *Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie*. In: *Die Kultur der Gegenwart* 3. Teil, Bd. 1.
- STECHOW, E. 1907-1931. Viele systematische Spezialarbeiten.
- STROHL, J. 1907. *Jugendstadien und „Vegetationspunkt“ von Antennularia antennina Johnston*. Jena Zschr. Natw. 42, 599-606.
- TARDENT, P. Neben andern Publikationen über Morphogenese und Differenzierung von Hydroiden.
- 1962. *Morphogenetic Phenomena in the Hydrocaulus of Tubularia*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 33, 50-63.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. 1956. *La place de l'homme dans la nature*. Le monde en 10/18, Paris.
- TEISSIER, G. 1929. *Morphologie de jeunes colonies de Sertularia opeculata*. Bull. Soc. Zool. France 54, 647-650.
- 1931. *Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires*. Ann. d. sc. nat. (Zool.) 14, 5.
- THOMPSON D'ARCY, W. 1917. *On Growth and Form (Abridged Edition)*. Cambridge University Press 1961.
- THORNSTEINSON, R. 1955. *The Mode of Cladial Generation in Cyrtograptus*. Geol. Mag. 92, 37-49, Hertford.
- TORREY, H. B. and MARTIN, A. 1905. *Differentiation in Hydroid colonies and the problem of Senescence*. Op. cit. 6, 323-332.

- TORREY, H. B. and MARTIN, A. 1906. *Sexual Dimorphism in Aglaophenia*. Univ. California Pub. Zool. 3, 4, 47-52.
- 1910. *Differentiation and Senescence in Hydroids*.
- 1910. *The Effect of Light upon the Growth and Differentiation of Obelia*. Both: 7th Intern. Zool. Congress Meeting August 1907.
- TRIPP, K. 1928. *Die Stolonenbildung von Podocoryne carnea im Experimentierschälchen*. Zool. Anzg. 75, 1-2.
- TROLL, T. 1954. *Pflanzenmorphologie*. Gustav Fischer-Jena.
- URBANĚK, A. 1960. *An Attempt at Biological Interpretation of Evolutionary Changes in Graptolite Colonies*. Acta Palaeont. Pol. 5, 2, 127-234.
- 1963. *On Generation and Regeneration of Cladia in some Upper Silurian Monograptids*. Acta Palaeont. Pol. 8, 2, 135-254.
- VANUCCI, M. 1944 ff. Mehrere systematische Arbeiten, hauptsächlich über brasilianische Hydroiden.
- WARREN, E. 1908. *On a collection of Hydroids mostly from the Natal Coast*. (Aglaophenia parasitica n. sp.). Ann. Natal Govt. Mus. 1, 3, 269-355.
- WEBER, H. (posthum) 1958. *Konstruktionsmorphologie*. Zool. Jb. (Allg. Zool. Physiol.) 68, 1-112.
- WILL, L. 1913. *Der Einfluss des Hungers auf Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus*. Sitzg. ber. Verhdl. Nat. Forsch. Ges. Rostock 5, neue Folge.
- WITTENBACH, C. Siehe CROWELL, S.
- YAMADA, M. 1950 ff. Verschiedene systematische Arbeiten hps. über japanische Hydroiden.
- ZOJA, R. 1891. *Sulla trasmissibilità degli stimoli nelle colonie di Idroidi*. R. Ist. Lombardo serie II 24, 20.
-









N° 16.	BASSAND, Denis. Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de <i>Zeiraphera griseana</i> Hübner (= <i>Z. diniana</i> ord.) (Lepidoptera: Tortricidae). Avec 63 figures dans le texte . . .	429-542
N° 17.	FIORONI, Pio. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen <i>Nassa</i> -Arten . . .	543-568
N° 18.	SENGEL, P. Le développement de la peau et des phanères chez l'embryon de Poulet (Résumé) . . .	569-577
N° 19.	AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, A. ELBL et H. HOOGSTRAAL. A propos des Tiques de Suisse ( <i>Arachnoidea</i> , <i>Acarina</i> , <i>Ixodoidea</i> ) . . .	577-583
N° 20.	BINDER, E. Structure de l'organe sexuel frontal des <i>Gymnarium</i> des Monts Nimba. (Avec 10 figures dans le texte) . . .	584-593
N° 21.	FREYVOGEL, T. A. Der « Speiakt » von <i>Naja nigricollis</i> (Speikobra) . . .	593-594
N° 22.	KÄLIN, J. Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen) . . .	594-603
N° 23.	KRAEPF, F. Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von <i>Spalax leucodon</i> (Nordmann, 1840) ( <i>Rodentia</i> , <i>Mammalia</i> ) . . .	604-609
N° 24.	LAMPEL, G. Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels ( <i>Homoptera</i> , <i>Aphidoidea</i> ). (Mit 1 Textabbildung) . . .	609-618
N° 25.	LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD. Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe <i>Leucophaea maderae</i> (F.). (Avec 1 figure dans le texte) . . .	618-623
N° 26.	MERNOD, C. Fluctuations d'une population de Mulots en 1964. (Avec 2 figures dans le texte) . . .	624-629
N° 27.	MEYER, D. und P. TARDENT. Über das Verhalten von <i>Spirostomum intermedium</i> ( <i>Spirotricha</i> ) in Kultur. (Mit 3 Textabbildungen) . . .	629-635
N° 28.	MEYLAN, A. Répartition géographique des races chromosomiques de <i>Sorex araneus</i> L. en Europe ( <i>Mamm.-Insectivora</i> ). (Avec 6 figures dans le texte) . . .	636-646
N° 29.	MÜLLER, F. Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den <i>Crocodylia</i> . (Mit einer Textabbildung) . . .	647-652
N° 30.	ORTOLANI, G. et F. VANDERHAEGHE. L'activation de l'œuf de <i>Xenopus laevis</i> . . .	652-658
N° 31.	PORTMANN, A. Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren . . .	658-666
N° 32.	REIFF, M. Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten. (Mit 4 Textabbildungen) . . .	666-674
N° 33.	REYNAUD, J. et V. UEHLINGER. Une mutation létale récessive « yr » (yolk rectum) chez <i>Xenopus laevis</i> Daudin. (Avec 4 figures dans le texte) . . .	675-680
N° 34.	UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tailtip) chez <i>Xenopus laevis</i> D . . .	680-685
N° 35.	WILDERMUTH, H. und E. HADORN. Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalscheibe von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 4 Textabbildungen) . . .	686-694
N° 36.	HEIM DE BALSAC, H. et V. AELLEN. Les <i>Muridae</i> de basse Côte-d'Ivoire. (Avec 40 figures dans le texte) . . .	695-753
N° 37.	AELLEN, V. Les Rongeurs de basse Côte-d'Ivoire ( <i>Hystricomorpha</i> et <i>Gliridae</i> ). (Avec 4 figures dans le texte) . . .	755-767
N° 38.	PIAGET, J. Note sur des <i>Limnaea stagnalis</i> L. var. <i>lacustris</i> Stud. élevées dans une mare du plateau vaudois. (Avec 1 diagramme dans le texte) . . .	769-787
N° 39.	EIGENMANN, R. Untersuchungen über die Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln von <i>Antheraea Pernyi</i> Guer. ( <i>Lepidoptera</i> ). (Mit 28 Textabbildungen) . . .	789-840
N° 40.	BLACKLER, A. W., M. FISCHBERG and D. R. NEWTH. Hybridization of two subspecies of <i>Xenopus laevis</i> (Daudin). (With 12 figures in the text) . . .	841-857
N° 41.	BLOCH, S. Versuche über den Einfluss intermittierender Belichtung auf die Genitalfunktion der Maus. (Mit 2 Textabbildungen) . . .	859-864
N° 42.	MISLIN, H. Zur Theorie der Reversion des Herzschlags bei den Tuni-katen ( <i>Ciona intestinalis</i> L.) . . .	865-873
N° 43.	HOFFMANN, R. L. A new genus of platyrhacid millipeds from the Lesser Sunda Islands, Indonesia. (With 5 text-figures) . . .	875-883
N° 44.	SCHENCK, D. A. VON. Die Kormentektonik der Plumulariiden ( <i>Coe-lenterata</i> , <i>Hydrozoa</i> ). (Mit 35 Textabbildungen, und 5 Tafeln, wovon 1 dreifarbig ausser Text) . . .	885-1021



PUBLICATIONS  
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

---

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 6.—

---

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK  
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1<sup>re</sup> partie. — FOSSILES — 1 vol. 4<sup>o</sup> avec 117 planches. Fr. 300.—

---

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—





10. 5. 78  
2)

BULLETIN-ANNEXE  
DE LA  
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

---

1965

---

JAHRESVERSAMMLUNG  
der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Freiburg, am 24. und 25. April 1965  
unter dem Vorsitz von

**Prof. Dr. J. Kälin**

---

GESCHÄFTSSITZUNG

**Samstag, den 24. April 1965, 11.00 Uhr**  
im Zoologischen Institut der Universität Freiburg

Der Präsident begrüsst die Anwesenden und gibt seiner Freude darüber Ausdruck, dass die Gesellschaft das Zoologische Institut der Universität Freiburg mit ihrem Besuch beehrt.

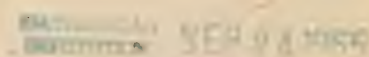
1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN FÜR DAS JAHR 1964

*Mitgliederbestand.*

Ende Dezember 1964 zählte unsere Gesellschaft 284 Mitglieder. Drei Austritten stehen 38 Neuaufnahmen gegenüber. Für heute haben sich 14 neue Mitglieder angemeldet. Durch Tod verloren wir bereits vor dem Berichtsjahr Herrn Prof. Dr. B. Peyer, Zürich.

*Wissenschaftliche Tätigkeit.*

Am 11./12. April 1964 fand in Zürich unter dem Vorsitz von Herrn Prof. Dr. H. Ulrich die Jahresversammlung statt. Das Hauptreferat hielt Herr Prof. Dr. J. Aschoff (Max-Planck-Institut für





Verhaltensphysiologie, Seewiesen und Erling-Andechs) über «Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere». Ausserdem wurden 15 Kurzvorträge gehalten und zwei Filme gezeigt.

Die Herbstversammlung fand am 10. Oktober 1964 im Rahmen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Zürich statt. Es wurden 13 Referate gehalten.

#### *Revue suisse de Zoologie.*

Es erschienen die Hefte 3 und 4 des 70. Bandes (11 Arbeiten auf 538 Seiten) und die Hefte 1—3 des 71. Bandes (35 Arbeiten auf 648 Seiten). Heft 1 des 71. Bandes war Herrn Prof. Dr. F. Baltzer, Bern, zum 80. Geburtstag gewidmet.

Die *Revue* erhielt wiederum einen Bundesbeitrag von Fr. 4.500.— sowie Fr. 600.— von unserer Gesellschaft.

#### *Subventionen.*

Ausser dem Beitrag von Fr. 600.— an die *Revue suisse de Zoologie* wurden an die Vogelwarte Sempach und an die Schweizerische Forschungsstätte Adiopodoumé (Elfenbeinküste) je ein Unterstützungsbeitrag von Fr. 450.— ausbezahlt.

#### *Zoologische Station Neapel und Biologische Station Roscoff.*

Am schweizerischen Arbeitsplatz der Zoologischen Station Neapel hat anfangs März 1964 Prof. A. von Muralt (Bern) für einige Tage Untersuchungen am Polarisationsmikroskop durchgeführt. Vom 16.3.—18.4. 1964 wurden durch die Arbeitsgruppe Prof. Baltzer/Prof. Chen (Bern/Zürich) in Neapel Versuche an Seeigel-Bastarden mit radioaktivem Thymidin durchgeführt. Der Arbeitsplatz wurde ferner vom 31.3.—8.4. 1964 von Dr. G. Wilhelmi (Riehen/Basel) zu Beobachtungen über die Einflüsse verschiedener Faktoren auf die Zellteilung beim Seeigel und von cand. phil. J. Frei (Winterthur) zur Sammlung von Hydroiden-Material und für Zuchtversuche benützt.

Der schweizerische Arbeitsplatz an der Biologischen Station Roscoff ist im Berichtsjahr nicht benützt worden. Doch hat die Direktion der Station wiederum einigen Schweizer Studenten die Teilnahme an den ausgezeichneten Ferienkursen in Roscoff ermöglicht.

*Station ornithologique Sempach.*

L'activité de la Station ornithologique a été une fois de plus très importante. En effet, 65.000 oiseaux ont été bagués en 1964, dont 10.000 au col de Bretolet. A côté des activités scientifiques courantes, signalons: le recensement des aigles royaux nichant en Suisse, les observations sur l'action des insecticides dans les forêts de mélèzes (à Goms), l'impression de la troisième édition du « Livre des oiseaux nicheurs de Suisse ». L'action de Bretolet, financée par le Fonds national pour la Recherche scientifique, a de nouveau remporté un beau succès. L'accent a été mis sur l'instruction et la formation de jeunes ornithologues et d'étudiants universitaires.

Les comptes de 1964 se soldent par un léger déficit de 2.303 francs, alors que l'ensemble des dépenses atteint 136.000 francs. La Confédération a élevé son subside annuel de 15.000 à 25.000 francs.

*Schweizerische Forschungsstation an der Elfenbeinküste.*

Vom 1.2.—8.5. 1964 hat Herr Dr. E. Binder vom Naturhistorischen Museum Genf seine Molluskensammlung ergänzt und die ökologischen Beziehungen der betreffenden Formen untersucht.

Vom 22.5. bis Juli 1964 haben Herr Dr. Ernst und Frl. Hopf (Basel) ihre Aufnahmen zu einem Film über das Leben der Termiten ausgeführt, der von der Firma Wander A.G. in Bern anlässlich ihres Jubiläums vorbereitet wird.

Herr De Rahm hat seine Doktorarbeit fortgesetzt, und Herr Dr. Eckert beendete seine Arbeiten über die Foraminiferen der Elfenbeinküste.

*Schweizerischer Nationalpark.*

Am 3.9.1964 feierte die Stiftung des Nationalparks die 50-Jahrfeier. Bei dieser Gelegenheit wurde vom Präsidenten der Kommission, Prof. Baer, eine Untersuchung über die Entwicklung des Waldes und die Rolle, welche in diesem von den Hirschen gespielt wird, vorgelegt. Im Berichtsjahr sind 2 zoologische Arbeiten publiziert worden:

E. HANDSCHIN: *Die Coleopteren des Schweiz. Nationalparks und seiner Umgebung*

und

R. BODER: *Die Thysanopteren des Schweiz. Nationalparks und seiner Umgebung.*

Im Nationalpark haben 1964 fünf Zoologen gearbeitet. Leider ist durch Aufräumarbeiten der Bereich von *Vipera berus* bei Grimmels zerstört worden, so dass ein wichtiger Beobachtungsort für Herrn Dr. Dottrens verloren ging.

Herr I. Aubert hat seine Studien über Plecopteren des Nationalparks fortgesetzt. Herr H. Kutter hat mit Unterstützung des Nationalfonds seine Untersuchungen über die Ameisen in den Gegenden von Tantermozza, Alp Grimmels und dem rechten Ufer des Inn fortgesetzt und im Oberengadin die Höhengrenze für *Lasius alienus* und *Formica fusca* festgestellt. Herr Dottrens hat seine ökologisch-herpetologischen Untersuchungen an Schlangen und Eidechsen fortgesetzt. Herr Deuchler arbeitete über *Eptesicus nilssoni* (Nordfledermaus) und über die im Unterengadin vorkommenden *Gliridae* (Schläfer).

Herr Schloeth hat gezeigt, dass die markierten Hirsche, welche seit einigen Jahren verschwunden waren, wieder aufgetaucht sind. Herr Zelenka hat Markierungen an Murmeltieren des Val Nüglia und von Stabelchod vorgenommen, um die Populationsverschiebungen feststellen zu können.

## 2. BERICHT DES KASSIERS

### *Bilanz per 31. Dezember 1964*

<i>Aktiva</i>			<i>Passiva</i>
Kasse . . . . .	43,65	Saldo . . . . .	7.687,12
Postscheckkonto . . . . .	2.333,87		
Bank . . . . .	5.309,60		
	<hr/>		<hr/>
	7.687,12		7.687,12
			<hr/>
Kapital am 31. Dezember 1963 . . . . .			6.649,82
Kapitalvermehrung . . . . .			1.037,30
			<hr/>
Kapital am 31. Dezember 1964 . . . . .			7.687,12
			<hr/>

Gewinn- und Verlustrechnung 1964

Einnahmen

Jahresbeiträge . . . . .	2.880,35
Bundessubvention . . . . .	4.500.—
Zinsen . . . . .	125,10
	<hr/>
	7.505,45

Ausgaben

Bundessubvention an <i>Revue suisse de Zoologie</i> .	4.500.—
Subvention SZG an <i>Revue suisse de Zoologie</i> . .	600.—
Subvention SZG an Vogelwarte Sempach . . .	450.—
Subvention SZG an Forschungsstation Elfenbeink.	450.—
Separatabzüge <i>Revue suisse de Zoologie</i> . . . .	—
Spesen . . . . .	468,15
	<hr/>
	6.468,15
Saldo (Kapitalvermehrung) . . . . .	1.037,30
	<hr/>
	7.505,45

Der Kassier: H. D. VOLKART.

3. BERICHT DER RECHNUNGSREVISOREN

Die Unterzeichneten revidierten heute die Rechnung 1964 der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft. Wir prüften an Hand der vorgelegten Belege die Buchführung und stellten volle Übereinstimmung mit den im Kassabericht aufgeführten Angaben fest. Das Vermögen der Gesellschaft wurde uns mit Bankbuch, Konto- beleg und Kasse nachgewiesen.

Wir möchten deshalb bei der Generalversammlung beantragen, dem Kassier Entlastung zu erteilen, unter bester Verdankung seiner geleisteten Arbeit.

Basel, den 7. Januar 1965.

Die Rechnungsrevisoren:

H. NÜESCH, M. REIFF.



#### 4. BUDGETVORSCHLAG FÜR 1965

Der Mitgliederbeitrag wird auf Fr. 14.— und Fr. 7.— (für Studierende) belassen.

##### *Einnahmen*

Kapitalvermehrung 1964 *	1.037,30
Jahresbeiträge	2.650.—
Bundessubvention	4.500.—
Zinsen	125.—
	<hr/>
	8.312,30

\* inkl. Fr. 450.— für 1964 nicht bezahlte Separatabzüge der *Revue suisse de Zoologie*.

##### *Ausgaben*

Bundessubvention an <i>Revue suisse de Zoologie</i>	4.500.—
Subvention SZG an <i>Revue suisse de Zoologie</i>	1.400.—
Subvention SZG an Vogelwarte Sempach	450.—
Subvention SZG an Forschungsstation Elfenbeinküste	450.—
Separatabzüge <i>Revue suisse de Zoologie</i> (1964+65)	1.000.—
Spesen	512,30
	<hr/>
	8.312,30

Die Versammlung genehmigt dieses Budget.

#### 5. AUFNAHME NEUER MITGLIEDER

Als neue Mitglieder werden folgende Damen und Herren aufgenommen: Frl. Christine Brack, cand. phil. II, Basel; Gerhard Eichenberger, cand. phil. II, Basel; Frl. Dr. Alena Elbl, Nyon; Dr. Pio Fioroni, Basel; Frl. Franziska Hanimann, cand. phil. II, Zürich; Hermann Hecker, cand. phil., Basel; Dr. Franz Krapp, Freiburg; Eric Kubli, stud., Landquart-Fabriken; Jürg Lamprecht, stud., Winterthur; Dietrich Meyer, stud., Baden; Sr. Fabiola Müller, cand. rer. nat., Freiburg; Dr. Rolf Nöthiger, Kilchberg; Alexander Wandeler, cand. phil. nat., Bern; Hansruedi Wildermuth, cand. phil., Rüti ZH.

## 6. WAHL DES NEUEN VORSTANDES

Für 1965/66 wird folgender Vorstand einstimmig gewählt:

Präsident: Prof. Dr. R. Matthey  
Vizepräsident: Prof. Dr. H. Guénin  
Sekretär: PD Dr. J. Bovet oder  
Frau PD Dr. M. Hofstetter-Narbel.

## 7. WAHL DES KASSIERS UND DER RECHNUNGSREVISOREN

Der Kassier, Herr Dr. H. D. Volkhart, und die Rechnungsrevisoren, Herr Prof. Dr. H. Nüesch und Herr PD Dr. M. Reiff, werden ein weiteres Jahr in ihrem Amte bestätigt.

## 8. VERSCHIEDENES

Es werden zwei Resolutionen betreffend die Bolle di Magadino und die unnötige Ausrottung der Dachse und Füchse wegen Tollwutgefahr gefasst.

## WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

Samstag, 24. April

14.00 Uhr: Mitteilungen

MEYER, D. und P. TARDENT (Zürich): Das Verhalten von *Spirostomum intermedium* (*Spirotricha*) in Kultur.

BINDER, E. (Genève): L'organe sexuel frontal de *Gymnariion* (*Moll., Pulmonata*).

AESCHLIMANN, A. (Basel), W. BÜTIKER (Basel), A. ELBL (Washington) und H. HOOGSTRAAL (Cairo): A propos des tiques de Suisse (*Arachnoidea, Ixodoidea*).

LAMPEL, G. (Freiburg): Die Erscheinungsformen des Blattlaus-Generations- und Wirtswechsels (*Homoptera, Aphidoidea*).

GUÉNIN, H. A. (Lausanne): La structure fine du complexe axial des chromosomes méiotiques chez *Gryllus campestris* L. und *G. bimaculatus* Degeer.

- HOFSTETTER, M. (Lausanne): La cytologie de l'œuf parthénogénétique fécondé chez *Luffia* (Lépidoptère Psychide).
- LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD (Bern): Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe *Leucophaea maderae* L.
- PFEIFFER, W. (Zürich): Untersuchungen an Fischbastarden (*Astyanax*  $\times$  *Anoptichthys*).
- HEINEMANN, F. und R. WEBER (Bern): O<sub>2</sub>-Aufnahme im regredierenden Schwanzgewebe der Xenopuslarve bei spontaner Metamorphose und bei thyroxinbedingter Rückbildung in vitro.
- ORTOLANI, G. und F. VANDERHAEGHE (Genève): L'activation de l'œuf de *Xenopus laevis laevis*.
- REYNAUD, J. und V. ÜHLINGER (Genève): Une mutation létale récessive « yr » (yolky rectum) chez *Xenopus laevis* Daud.
- ÜHLINGER, V. und J. REYNAUD (Genève): Une anomalie héréditaire « kt » (kinky tailtip) chez *Xenopus laevis* Daud.
- FISCHBERG, M. und V. ÜHLINGER (Genève): Analyse génétique de noyaux somatiques de l'endoderme (communication préliminaire).

Sonntag, 25. April

8.00 Uhr: Mitteilungen

- FREYVOGEL, T. A. (Basel): Der «Speiakt» von *Naja nigricollis* (Speikobra)
- PORTMANN, A. (Basel): Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.
- MÜLLER, F. (Freiburg): Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den *Crocodylia*.
- KÄLIN, J. (Freiburg): Zur Ontogenese und Phylogenese des Schädels bei den höheren Primaten.
- KRAPP, F. (Freiburg): Beobachtungen an Kaumuskulatur und Schädel von *Spalax leucodon* (Nordmann, 1840) (*Rodentia*).
- REIFF, M. (Basel): Untersuchungen über Schlachtkörpergewichte bei Ratten.

10.45 Uhr: Hauptvortrag

Prof. Dr. P. SENDEL (Grenoble): La morphogenèse de la peau chez l'embryon du poulet.

11.45 Uhr: Mitteilungen

WILDERMUTH, H. und E. HADORN (Zürich): Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalseibe von *Drosophila melanogaster*.

MATTHEY, R. (Lausanne): Un type nouveau de chromosomes sexuels chez les Mammifères: ♂  $X_1 X_2/Y$  — ♀  $X_1 X_2/X_1 X_2$ .

MEYLAN, A. (Changins): Répartition géographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe (*Insectivora*).

BOVET, J. (Lausanne): Rôle des cours d'eau dans la limitation du domaine vital des Rongeurs.

MERMOD, C. (Lausanne): Fluctuations d'une population de Mulots en 1964.

An beiden Tagen waren Demonstrationsobjekte aus der Forschungsarbeit des Zoologischen Institutes der Universität Freiburg sowie zum Vortrag von Herr Dr. Binder (Genf) über das frontale Sexualorgan von *Gymnarrion* (Moll., Pulmonata) ausgestellt.

Am Samstag fanden ein gemeinsames Mittagessen im Bahnhofsbuffet und ein gemeinsames Nachtessen im Restaurant Gambrinus statt. Am letzteren nahmen etwa 50 Mitglieder und Gäste teil. Der Präsident begrüßte den Vertreter der kantonalen Regierung, Herrn Staatsrat Python, der in einer Ansprache die Grüsse der Regierung übermittelte.

Die Jahresversammlung 1965 schloss mit einem gemeinsamen Mittagessen am Sonntag im Restaurant Gambrinus.

Die Jahresversammlung 1966 wird in Lausanne stattfinden.

Der Jahresvorstand:

J. KÄLIN, *Präsident*.

O. BÜCHI, *Vizepräsident*.

G. LAMPEL, *Sekretär*.



LISTE DES MEMBRES  
DE LA  
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

Juillet 1965

---

**Président d'honneur:**

BALTZER, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

**A. Membres à vie:**

\*NAEF, R.-M., Blümli matt, Thun.

SCHOTTÉ, Oscar Prof. Dr., Dept. of Biology, Amherst College, Amherst  
Mass., U.S.A.

**B. Membres ordinaires:**

AELLEN, Villy, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

AEPPLI, L., Frl., dipl. phil., Stellimattweg 10, Riehen, BS.

AESCHLIMANN, A., Dr., Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57, Basel.

ALTHERR, E., Dr., prof. au Collège, Aigle (Vaud).

<sup>1)</sup> \*ALTMANN, Jaques, cand. phil. II, Rietstrasse 25, Erlenbach (Zürich).

\*AMMANN, Hans, Dr., Brittnauerstrasse 6, Zofingen

\*ANDERS, Georges, Prof. Dr., Nonnerweg 7, Haren-Groningen, Nieder-  
lande.

\*ANDERS-UCHER, Nelly, Fr. Prof., Nonnerweg 7, Haren-Groningen,  
Niederlande.

ANDRES, Gert, P.D. Dr., 1. Zool. Institut, Universität, Mainz, Deutschland.

AUBERT, J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

\*AUBERT, S., Prof., av. Fraisse, 12, Lausanne.

AUF DER MAUR, Paul, Dr., Sulgenauweg 16, Bern.

<sup>1)</sup> \*BÄCHLI, Gerhard, stud. phil. II, Glaubtenstr. 8, Zürich 46.

\*BADER, C., Dr., Naturhistorisches Museum, Augustinergasse, Basel.

BAER, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

\*BALLS, Michael, Dr., Biological Department, Reed College, Portland,  
Oregon, U.S.A.

BÄSCHLIN, C., Dr., Seminarlehrer, Kirschgartenweg, Aarau.

BAUMANN, J. A., Prof. Dr., Ecole de Médecine, Genève.

BAUMEISTER, L., Dr., St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (DE), J., Prof. Dr., Musée zoologique, Lausanne.

- \*BECKER, Renate, Frl. Dr., Pfirtergasse 12, Basel.
- \*BENZ, G., Dr., Entomologisches Institut, E.T.H., Zürich 6.
- \*BERGER, Heinz, Gymnasiallehrer, Spitzwaldstr. 157, Neuallschwil BL.
- BERNASCONI, Antonio Dr., Prof. a.d. Kantonsschule, Sternmattstrasse 81, Luzern.
- BESUCHET, C., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- BINDER, E., Dr., chargé de cours, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
- \*BISCHLER, V., Mlle., Dr., 16, plateau de Champel, Genève.
- \*BLACKLER, Anthony William, Prof. Dr., Dept. of Zoology, Cornell University, Ithaca, N.Y., U.S.A.
- BLOCH-WEIL, S., Frau, Dr., Steinenring 19, Basel.
- \*BOLLINGER, Arno, dipl. Zool., Dorfbachstrasse 8, 3098 Köniz.
- \*BÖNI-GEIGER, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
- BOPP, Peter, Dr., Glaserbergstr. 82, Basel.
- <sup>1)</sup> \*BOSSHARD, Hansjakob, cand. phil. II, In Grosswiesen 12, 8044 Gockhausen.
- \*BOVET, Jacques, P.D. Dr. ès sc., Institut de Zoologie de l'Université, Lausanne.
- \*BOVET, Jaques, cand. phil., Institut de Zoologie, Université, Neu-châtel.
- BOVEY, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
- BOVEY, René, Dr., Prangins (Vaud).
- <sup>1)</sup> \*BRACK, Christine, Frl., cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57, 4000 Basel.
- BRETSCHER, Alfred, Dr., Sekundarlehrer, Grüneckweg 14, Bern.
- <sup>1)</sup> \*BRIEGEL, Hans, cand. phil. II, Heideggerweg 20, Zürich 50.
- \*BRITSCHGI, H., Heinrich Wirristr. 10, Aarau.
- \*BRUHIN, Herbert, Dr., Äussere Baselstr. 225, Riehen, Basel.
- \*BRUNOLD, E., Frl., Dr., Kirchgasse 18, Münchenbuchsee (Bern).
- BÜCHI, Othmar, Dr., Musée d'hist. nat. Fribourg, 60 Vignettaz, Fribourg.
- \*BUCK, Dieter, cand. phil., Alpenstrasse 130, Schaffhausen.
- <sup>1)</sup> \*BUOL, Paul, cand. phil. II, Reinhardstr. 12, Zürich 8.
- BURCKHARDT, Dietrich, Dr., Adlerstrasse 12, Basel.
- BURLA, Hans, Prof. Dr., Zoolog. Museum der Universität, Zürich 6.
- \*CAMENZIND, René, dipl. Natw. ETH, Schaffhauserstr. 6, Zürich 6.
- \*CHAROLLAIS, Etienne, Dr., ing. chim., 1, place du 1<sup>er</sup> août, Grand-Lancy, Genève.
- CHEN, Pei-Shen, Prof. Dr., Zoologisches Institut, Universität, Zürich 6.
- <sup>1)</sup> \*CLAUDE, Cäsar, cand. phil. II, Chorgasse 9, Zürich 1.
- <sup>1)</sup> \*DAHINDEN, Walter, stud. phil. II, Schädritstr. 32, Luzern.
- \*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, 11, route de Suisse, Versoix, Genève.
- <sup>1)</sup> DEUCHLER, Klaus, cand. phil. II, Ackersteinstr. 144, Zürich 49.
- DOHRN, Peter, Dr., Stazione zoologica, Napoli, Italia.
- DOTTRENS, E., Dr., Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

- \*DROIN, Anne, M<sup>lle</sup>, Dr., Station de Zoologie expérimentale, 154, route de Malagnou, Genève.
- Du Bois, A.-M., M<sup>lle</sup>, P.D. Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
- DUBOIS, G., Dr., Grand'Rue 12, Corcelles, Neuchâtel.
- <sup>1)</sup> \*EICHENBERGER, Gerhard, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socinstrasse 57, 4000 Basel.
- <sup>1)</sup> \*EIGENMANN, Rainer, cand. phil., Zoolog. Anstalt der Universität, Basel.
- \*ELBL, Alena, Frl., Dr., Station fédérale d'essais agricoles, Domaine de Changins, 1260 Nyon.
- EMCH, Monique, M<sup>lle</sup>, Clinique dermatologique de l'hôpital cantonal, Lausanne.
- \*ENGELMANN, F., Dr., Dept. of Zoology, Univ. of California, Los Angeles 24, Calif., U.S.A.
- ERNST, Eberhard, Dr., Dürrenmattweg 84, Neuallschwil (Basel-Land).
- ESCHER, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68, Zürich 7/44.
- \*EYMANN, Hermann, Dr., Schwarzenburgstr. 222, Liebefeld (Bern).
- FAES, H., Dr., anc. directeur Station fédérale essais viticoles, Montagnibert, Lausanne.
- FANKHAUSER, G., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
- FERRIÈRE, Ch., Dr., 57 route de Florissant, Genève.
- \*FIEDLER, Walter, Dr., Tiergarten Schönbrunn, Wien XIII, Oesterreich.
- FINSINGER, Franz, Dr. phil., Glockenstrasse 17, Bern 18.
- \*FIORONI, Pio, Dr., Zoologische Anstalt, Universität, 4000 Basel.
- \*FISCHBERG, Michael, Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Genève.
- <sup>1)</sup> \*FLEISCHLIN, Sophie, Frl., stud. phil. II, Zürichbergstr. 88, Zürich 7/44.
- \*FLORIN, J., Dr., Haldenstrasse 1125, Kronbühl (St. Gallen).
- \*FLÜCKIGER, Edward, Prof. Dr., Im Marteli 9, Binningen (Basel-Land).
- FORCART, L., Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.
- \*FRANK, Rudolf, Gymnasiallehrer, Blütenstrasse 14, Zürich 57.
- FREYVOGEL, Dieter, P.D. Dr., Hauptstr. 111, Arisdorf, BL.
- \*FRITZ, Walter, Dr., Grenzacherweg 128, Riehen (Basel).
- FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, Prof. Dr., Bellarairain 2, Zürich 38.
- GACOND, René, 9 Valangines, Neuchâtel.
- GALLÉRA, J., Dr., Institut d'Anatomie, Ecole de Médecine, Genève.
- \*GANDER, Ralf, Dr., Weedstrasse 1030, Heerbrugg (St. Gallen).
- <sup>1)</sup> \*GAST, Rolf, cand. phil., Blumenrain 611, Kehrsatz, BE.
- <sup>1)</sup> \*GEHRING, Walter, cand. phil. II, Luegislandstr. 576, Zürich 51.
- \*GEIGER, Hansruedi, Dr., Schönenbergstrasse 72, Wädenswil (Zürich).
- \*GEIGER, Wolfgang, Dr., Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées, Université, Genève.
- GEIGY, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394, Basel.
- GERBER, A., Dr., Zur Gempenfluh 64, Basel.

GIHR, Margrit, Frl., Dr., Hirnforschungsinstitut, Neustadt (Schwarz-  
wald), Deutschland.

\*GISI, Julie, Frl., Dr., Dornachstr. 10, Arlesheim (Basel-Land).

GISIN, Hermann, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

\*GLOOR, H., Prof. Dr., Genetisch Instituut, Leyden, Niederlande.

GLUTZ, Urs, P.D. Dr., Schweiz. Vogelwarte, Sempach.

\*GÖHRINGER, Rudolf, Dr. INCEPA Ltd. Caixa postal 1386, Curitiba,  
Parana, Brasilien.

\*GRABER, Hans, Dr., Auf der Bürglen, Grüningen (Zürich).

1) \*GRASSMANN, Anneliese, Frl., cand. phil. II, Freiestr. 122, Zürich 7/32.

GROBE, Dorrit, Frl., Dr., Zoolog. Anstalt, Basel.

GUÉNIN, H.-A., Prof. Dr., Institut de Zool., Université, Lausanne.

HADORN, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.

HAEFELFINGER, H. R., Dr., Alemanengasse 84, Basel.

HALLER (DE), G., P.D. Dr., Institut de Zoologie, Université, Genève.

HALLER, P. H., Dr., Marignanostrasse 4, Basel.

HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20, Chur.

\*HANDSCHIN, Gert, Dr., Habshagstrasse 13, Reinach, BL.

1) \*HANGARTNER, Walter, stud. phil. II, Hintergasse 4, Schaffhausen.

1) \*HANIMANN, Franziska, Frl., cand. phil. II, Hegibachstrasse 27, 8032  
Zürich.

\*HASENFUSS, I., Dr., Zoolog. Institut der Universität, Universitäts-  
strasse 19, Erlangen, Deutschland.

HAUSCHTECK, Elisabeth, Frl. Dr., Schützengasse 4, Zürich 1.

\*HAUSER, Rudolf, Dr. phil., Oberer Aareggweg 41, Bern.

1) \*HECKER, Hermann, cand. phil. II, Schweiz. Tropeninstitut, Socin-  
strasse 57, 4000 Basel.

HEDIGER, H., Prof. Dr., Ackermannstr. 14, Zürich 7/44.

\*HENZEN, Markus, Dr. phil., Gymnasiallehrer, Looserstr. 6, Wabern/  
Bern.

\*HENZEN, W., Dr., Gymnasiallehrer, Spitalackerstr. 9, Bern.

1) \*HEUSSER, Rudolf, cand. phil. Zoologisches Institut der Universität,  
Zürich 6.

\*HODLER, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Tannackerstr. 56, Gümligen (Bern).

HOFFMANN, Lukas, Dr., Tour du Valat, par Le Sambuc, B.d.Rh.,  
France.

HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Mme, P.D. Dr., Petit-Chêne 18, Lau-  
sanne.

\*HONEGGER, René, biol.-Assistent, Zoologischer Garten, Zürich 7/44.

\*HUBER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeeletten 20, Basel.

HUBER, W., P.D. Dr., Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, Bern.

HUGGEL, Hansjörg, Prof. Dr., Institut d'Anatomie comparée, Université  
Genève.

\*INHOLDER, E., Dr., Zürichbergstr. 72, Zürich 7/44.

JENNI, Werner, Dr., Bahnhofstr. 2, Liestal, BL.

1) \*JUNGEN, Hans, Zoologisches Museum, Universität, Zürich 6.



KÄLIN, Joseph, Prof. Dr., Zoolog. Institut der Universität, 1700 Freiburg.  
KEISER, Fred., Dr., Marschalkenstr. 78, Basel.

KIORTSIS, Vassilios, Prof., Dr., Laboratoire et Musée Zoologique, Université d'Athènes, Grèce.

\*KOCH, Joseph, Löbernstr. 41, Zug.

<sup>1)</sup> \*KOCH, Rudolf, cand. phil., Habühlstrasse 906, Herrliberg (Zürich).

\*KOCHER, Cl., Dr., Pappelstrasse 20, Therwil, BL.

KOCHER, Walter, Dr., Heiligenberg-Institut, 7799 Heiligenberg b. Bodensee, Deutschland.

\*KRAPP, Franz, Dr., Zoologisches Institut der Universität, 1700 Freiburg.

KRAUS, Carola, Frl., Dr., Hirnforschungs-Institut, Neustadt, Schwarzwald, Deutschland.

KREBSER, W., Buchhändler, Thun.

<sup>1)</sup> \*KUBLI, Eric, stud. phil. II, Papiermühleweg 198, 7202 Landquart-Fabriken.

KÜENZI, W., Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.

<sup>1)</sup> \*KÜHNER, Andreas, cand. phil. II, Kirchplatz 2, Aathal-Seegräben, ZH.

KUMMER, H., Dr., 112, Country Club Road, Covington, Louis., U.S.A.

<sup>1)</sup> \*KUNZ, Erich, cand. phil. II, Gempenstr. 4, Ettingen, BL.

\*KUNZ, Yvette, Frl., Dr., Dept. of Zoology, National University U.C.D., Belfield, Dublin 4, Irland.

KÜRSTEINER, Rico, Dr., Seestrasse 64, 9403 Goldach.

<sup>1)</sup> \*KURT, Fred, cand. phil., Zoologisches Institut der Universität Zürich 6.

\*LAMPEL, G., P.D. Dr., Zoolog. Institut der Universität, 1700 Freiburg.

<sup>1)</sup> \*LAMPRECHT, Jürg, stud. phil. II, Brunngasse 38, 8400 Winterthur.

\*LANG, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten, Basel.

LEHMANN, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10, Bern.

<sup>1)</sup> \*LEUTHOLD, Reinhard, cand. phil., Feldschützenweg 1, Biel.

\*LIBERT, Odette, Hermance (Genève).

\*LINDENMANN, Walter, Dr., Bruckfeldstr. 8, Münchenstein, BL.

\*LOOSLI, Rolf, Dr., Rebhaldenweg 133, Seltisberg, BL.

LOTMAR, Ruth, Frl., Dr., Institut f. physikal. Therapie, Kantonsspital, Zürich 32.

LÜÖND, Hans, Dr., Englischviertelstrasse 20, Zürich 7/32.

LÜSCHER, M., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

\*MANGOLD-WIRZ, Käthi, Frau, Dr., 48, Petersgasse, Basel.

\*MAQUELIN, Charles, dipl. ing. agr. ETH, Forch, ZH.

MATTHEY, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.

<sup>1)</sup> \*MEILI, Ruth, Frl., stud. phil. II, Lauferweg 8, Zürich 6.

MENZEL, R., Dr., Brandisstr. 4, Chur.

\*MERMOD, Claude, lic. sci., Institut de Physiologie de l'Université, rue du Bugnon, Lausanne.

MERMOD, G., Dr., 22, Av. Soret, Genève.

<sup>1)</sup> \*MEYER, Dietrich, stud. phil. II, Schlierenstrasse 31, 5400 Baden.

- MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Prof. Dr., Dalmaziquai 149, Bern.
- \*MEYLAN, André, lic. ès sc., Stations fédérales d'essais agricoles, domaine de Changins, Nyon (Vaud).
- MICHEL, F., Dr., Göttibach 3, Thun.
- <sup>1)</sup> \*MINDEK, Geza, cand. phil. II, Eidmattstr. 7, Zürich 7/32.
- MISLIN, Hans, Prof. Dr., 2. Zoolog. Institut, Saarstrasse 21, Mainz, Deutschland.
- MORGENTHALER, Hans, Dr., Hangweg 100, Spiegel-Bern.
- MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrünnliweg 33, Bern-Liebefeld.
- <sup>1)</sup> \*MÜLLER, Fabiola, Sr., cand. rer. nat., Zoologisches Institut der Universität, 1700 Freiburg.
- \*MÜLLER, Heinrich, Dr., Aumatt, Hinterkappelen, BE.
- MÜLLER, R., Dr., Grüneweg 12, Thun.
- NADIG, Ad., Dr., Lyceum, Zuoz (Grisons).
- \*NEF, W., Dr., c/o Kantonschemiker, Muesmattstr. 19, Bern.
- <sup>1)</sup> \*NEFF, Magdalene, Frl., Zoologische Anstalt Rheinsprung 9, Basel.
- \*NEIDITSCH-HALFF, L. A., Frau, Dr., Joachimsackerstrasse 30, Bottmingen (Basel).
- <sup>1)</sup> \*NICOLET, Gérard, lic. en biologie, Institut d'Anatomie, Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Ecole de Médecine, Genève.
- \*NIKOLEI, E., Dr., Schmiedestrasse 1, Bremerhaven 1, Deutschland.
- \*NÖTHIGER, Rolf, Dr., Schlossbergstrasse 4, 8802 Kilchberg.
- NÜESCH, H., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
- \*OELHAFEN, Frieder, Dr., Bannhalde, 5102 Rapperswil.
- VON ORELLI, Marcus, Dr., Schmiedholzstr. 63, Münchenstein, BL.
- <sup>1)</sup> \*OTT, Jürg, Seilergraben 45, Zürich 1.
- PERRET, Jean-Luc, Prof., Musée d'Histoire naturelle, Genève 11.
- \*PERRET, Marie-Madeleine, M<sup>me</sup>, 2, rue Carteret, Genève.
- \*PERRON, Rolf, Dr., Tellstr. 60, Winterthur.
- \*PERROT, J.-L., Dr., Le Verex, Allaman (Vaud).
- <sup>1)</sup> \*PETERMANN, Urs, dipl. Natw. ETH, Zoolog. Institut der ETH, Zürich 6.
- \*PFEIFFER, Wolfgang, Dr. rer. nat., Mettlenstr. 11, Langnau a. Albis.
- PLATTNER, W., Dr., Schneebergstr. 4, St. Gallen.
- PONSE, Kitty, M<sup>lle</sup>, Prof. Dr., Station de Zoologie expér., 154, route de Malagnou, Genève.
- PORTMANN, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
- QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
- RAHM, Urs, Dr., IRSAC, Lwiro, D.S. Bukavu, Congo.
- REIFF, M., P. D. Dr., oberer Rebbergweg 31, Reinach. (Basel-Land).
- REINHARDT, H., Dr., Grossplatzstrasse 18, Pfaffhausen, Binz (Zürich).
- <sup>1)</sup> \*REMENSBERGER, Peter, cand. phil. II, Ringstr. 68, Zürich 11/57.
- \*REY, A., Prof. Dr., Villette, Conches (Genève).
- <sup>1)</sup> \*REYNAUD, Jacqueline, M<sup>lle</sup>, 20, chemin Bedex, Thônex, (Genève).
- \*RIBAUT, J.-Pierre, Dr. ès sc., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.

- RICHTER, Robert H. H., Dr. phil., Universitäts-Frauenklinik, Bern.  
RICKENBACHER, J., Prof. Dr. med., Anatom. Institut, Universität,  
Zürich 6.
- \*RICKENMANN, Engelbert, Dr., Lämmlisbrunnenstrasse 44, St. Gallen.  
\*RIESTERER, Lorette, Dr., Johannes Gutenberg Universität, Zool.  
Institut, Mainz, Deutschland.
- ROSIN, S., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.  
ROTH, Hermann, Dr., Haldenweg 36, Muri (Bern).  
\*RÖTHELI, Adolf, Dr., Solothurnstr., Büren a. Aare.
- <sup>1)</sup> \*RUPPLI, Erhard, Lic. phil., Rochette 33, Bienne.  
<sup>1)</sup> \*RYSER, Ulrich, stud. phil. II, Konkordiastr. 20, Zürich 32.
- \*SÄGESEER, Hannes, Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.  
\*SALZMANN, R., Dr., Morgartenring 119, Basel.  
\*SARASIN, Gédéon, Dr., Chrischonastr. 37, Basel.
- SAUTER, Willi, Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Universitätstr. 2,  
Zürich 6.
- SCHAEPPI, Th., Dr., Mühlebachstr. 41, Zürich 8.
- <sup>1)</sup> \*VON SCHENK, Dietrich A., cand. phil., Rosshofgasse 3, Basel.  
\*SCHENK, R., Prof. Dr. med., Anatom. Institut, Pestalozzistrasse, Basel.  
\*SCHENKEL, Rudolf, P. D. Dr., Missionstrasse 35, Basel.
- SCHIFFERLI, A., Dr., Vogelwarte, Sempach.  
SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstr. 78, Zürich 32.  
SCHLOETH, Robert, Dr., Hauptplatz 132, Zerneß (Graubünden).  
SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7,  
Liestal.
- \*SCHMID, Hermann, cand. phil., Zoologisches Institut Univ., Zürich 6.  
SCHMID, W., Dr., Kantonsschule, Aarau.  
\*SCHMIDT-EHRENBURG, L., Frl., Dr., Les Rochettes, Faoug (Vaud).  
\*SCHNEIDER-MINDER, Annemarie, Frau, dipl. Natw. ETH, Zoolog.  
Inst. ETH, Zürich 6.
- SCHNEIDER, Fritz, Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.  
SCHNITTER, Marco, Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.  
\*SCHOLL, Adolf, Dr. phil., Zoologisches Institut, Sahlistrasse 8, Bern  
\*SCHÖNHOLZER, Lilly, Frl., Dr., Schauenburgerstr. 31, Basel.
- SCHÖNMANN, W., Dr., Kloosweg 64, Biel.
- <sup>1)</sup> \*SCHUBIGER, Gerold, cand. phil. II, Witikonstr. 472, Zürich 7/53.  
SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H.,  
Zürich 6.
- <sup>1)</sup> \*SINGEISEN, Christoph, cand. phil. II, Feldeggstr. 74, Zürich 8.  
SLOWIK, Fritz, Dr. sc. nat. ETH, Hirslanderstr. 18, Zürich 7/32.
- <sup>1)</sup> \*SORACREPPA, Bruno, cand. phil., Wangenstrasse 75, Dübendorf  
(Zürich).
- <sup>1)</sup> \*SPINNER, Werner, cand. phil. II, Ifangstr. 74, Rümlang, ZH.  
<sup>1)</sup> \*SPRING, Hanswerner, dipl. Natw. ETH, Zoolog. Institut ETH,  
Zürich 6.
- \*STAIGER, Hansrudolf, Dr., Felsplattenstrasse 34, Basel.



- \*STAMM, Roger, Dr., St. Galler-Ring 220, Basel.
- 1) \*STAUB, Margrit, Frl., cand. phil. II, Drusbergstr. 73, Zürich 7/53.
- \*STAUFFER, Erwin, Dr., In den Klosterreben 48, Basel.
- STEINER-BALTZER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Rabbentalstr. 51, Bern.
- STEINER, H., Prof. Dr., Astano, Tessin
- \*STEMMLER-MORATH, Carl, Weiherhofstr. 132, Basel.
- \*STINGELIN, Werner, Dr., Zoologische Anstalt, Basel.
- STOHLER, Harro, Dr., Hauptstr. 117, Binningen (Basel-Land).
- STOHLER, R., Dr., 1584 Milvia St., Berkeley, Calif., U.S.A.
- STOLL, Eva, Frl., Dr., Streulistrasse 56, Zürich 7/32.
- STRAUSS, F., Prof. Dr. med., Stadtbachstr. 46, Bern.
- STRIEBEL, Heinrich, Dr., Spalentorweg 20, Basel.
- STUDER, M., rue de France 23, Le Locle.
- SUTER, Peter, Dr. phil., Obere Flühackerstrasse 15, Frenkendorf, BL.
- SUTTER, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse 2, Basel.
- \*TABAN, Charles, Dr., 5, Chemin du Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries (Genève).
- \*TAILLARD, Willy, Prof. Dr., «Kerville», rte d'Hermance, Collonge-Bellerive (Genève).
- TARDENT, P., Prof. Dr., Zoologisches Institut der Universität, Zürich 6.
- \*THÉLIN, Luc, Dr., Echevenex, Ain, France.
- \*TOBLER, Albert, Dr., Bungertweg 6, Küsnacht (Zürich).
- 1) \*TOBLER, Heinz, cand. phil. II, Krönleinstr. 55, Zürich 7/44.
- TÖNDURY, G., Prof. Dr., obere Heslibachstrasse 79, Küsnacht (Zürich).
- TSCHUMI, Pierre, Prof. Dr., Am Bärgli 19, Aegerten (Bern).
- \*UEHLINGER, Verena, M<sup>lle</sup>, Les Grandes Vignes, Mies (Vaud).
- ULRICH, H., Prof. Dr., Zoologisches Institut E.T.H., Zürich 6.
- VOLKART, H. D., Dr. phil., Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, Bern.
- \*VUILLEUMIER, François, Museum of comparative Zoology, Cambridge 38, Mass. U.S.A.
- \*WACKERNAGEL, Hans, Dr., Marschallenstrasse 11, Basel.
- WAGNER, G., Prof. Dr., Zoologisches Institut der Universität, Zürich 6.
- \*WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, Dr., St. Albanring 195, Basel.
- \*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Alpenstrasse 23, Unt-Wetzikon.
- \*WALKER, Ilse, Dr., Dept. of Entomology, Cornell University, Ithaca, N.Y., U.S.A.
- 1) \*WANDELER, Alexander, cand. phil. nat., Haldenstrasse 96, 3000 Bern.
- WEBER, Rudolf, Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
- \*WEHRLI-(MERMOD), Claire-Lise, M<sup>me</sup>, rue de Saint-Jean 36, Genève.
- \*WEIHS, D. E., M<sup>me</sup>, Dr., 15, avenue Juste-Olivier, Lausanne.
- WELTI, E., M<sup>me</sup>, Dr., chemin des Voirons 4, Grange-Falquet, Genève.
- 1) \*WENT, Dirk, cand. natw., Hadlaubstr. 39, Zürich 7/44.
- WERDER, O., Dr., Kirchliweg 8, St. Gallen 8.
- \*WIESINGER, Dorothee, Dr., Wanderstrasse 121, Basel.
- WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52, Binningen (Basel-Land).



1) \*WILDERMUTH, Hansruedi, cand. phil. II, Haltbergstrasse 43. 8630 Rüti.

WILDHABER, M.-A., Dr. pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.

\*WOKER, Hanspeter, Dr., Bahnweg 18, Küsnacht (Zürich).

\*WÜRGLE, F. E., dipl. Natw. ETH, Hornbachstrasse 69, Zürich 8.

WUTHRICH, M., M<sup>lle</sup>, 7, rue César-d'Yvernois, Colombier (Neuchâtel).

WYSS-HUBER, M., Frau Dr., Eigerstrasse 50, Bern.

\*ZELLER, Christoph, Dr., Princess Margaret Training Center, P.O. Box 20500, Dar es Salaam, Tanganyika.

ZESIGER, Fred, 43, rue Jaquet-Droz, La Chaux-de-Fonds.

ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12, Riehen (Basel).

ZISWILER, Vinzenz, Dr. phil., Rotfluhstr. 45, Zollikon, ZH.

\*ZÜRCHER, Christian, Dr. phil., Loorenrain 38, Zürich 7/53.

Les membres dont le nom est précédé d'un \* ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

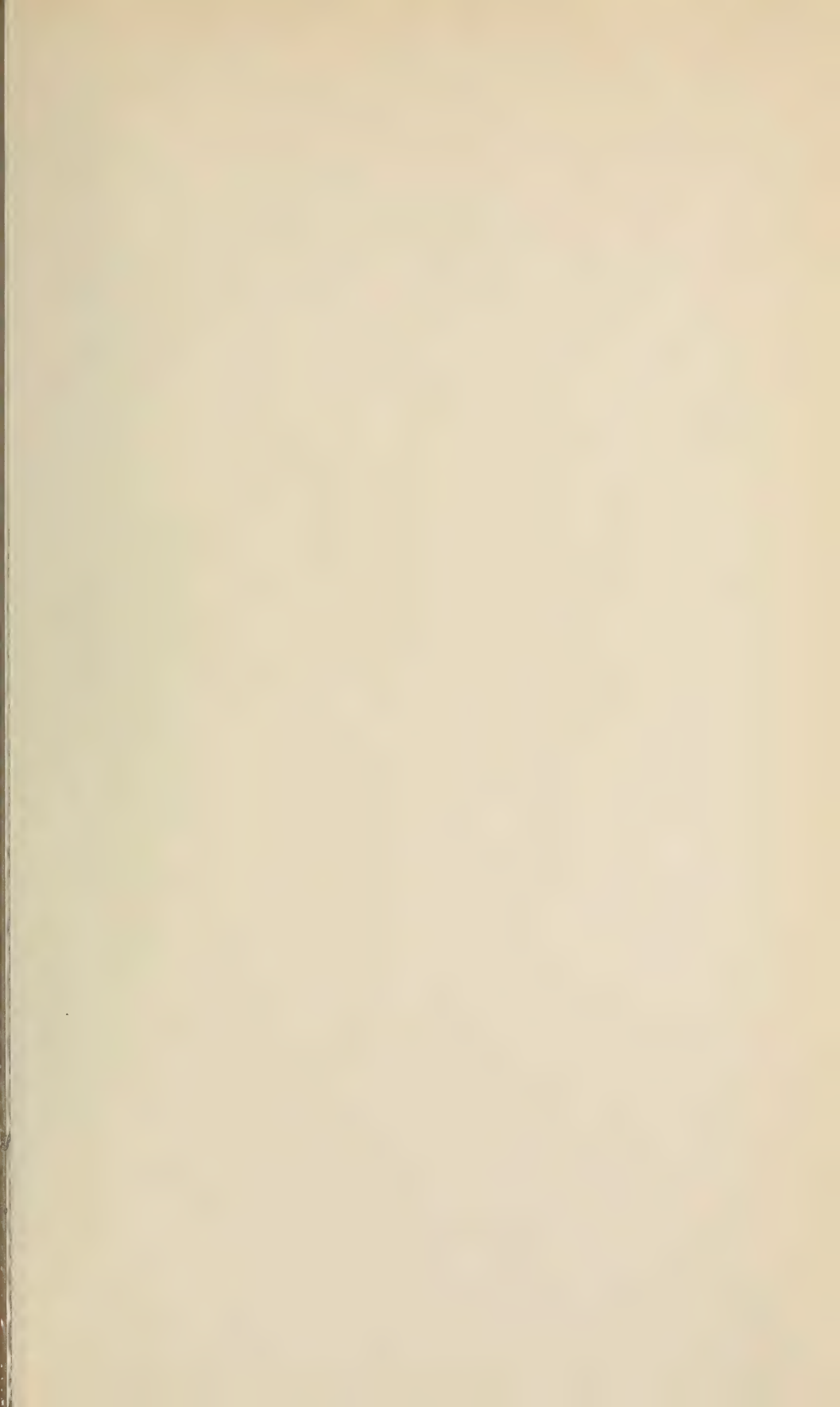
Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le Dr. H. D. VOLKART, Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, Berne.

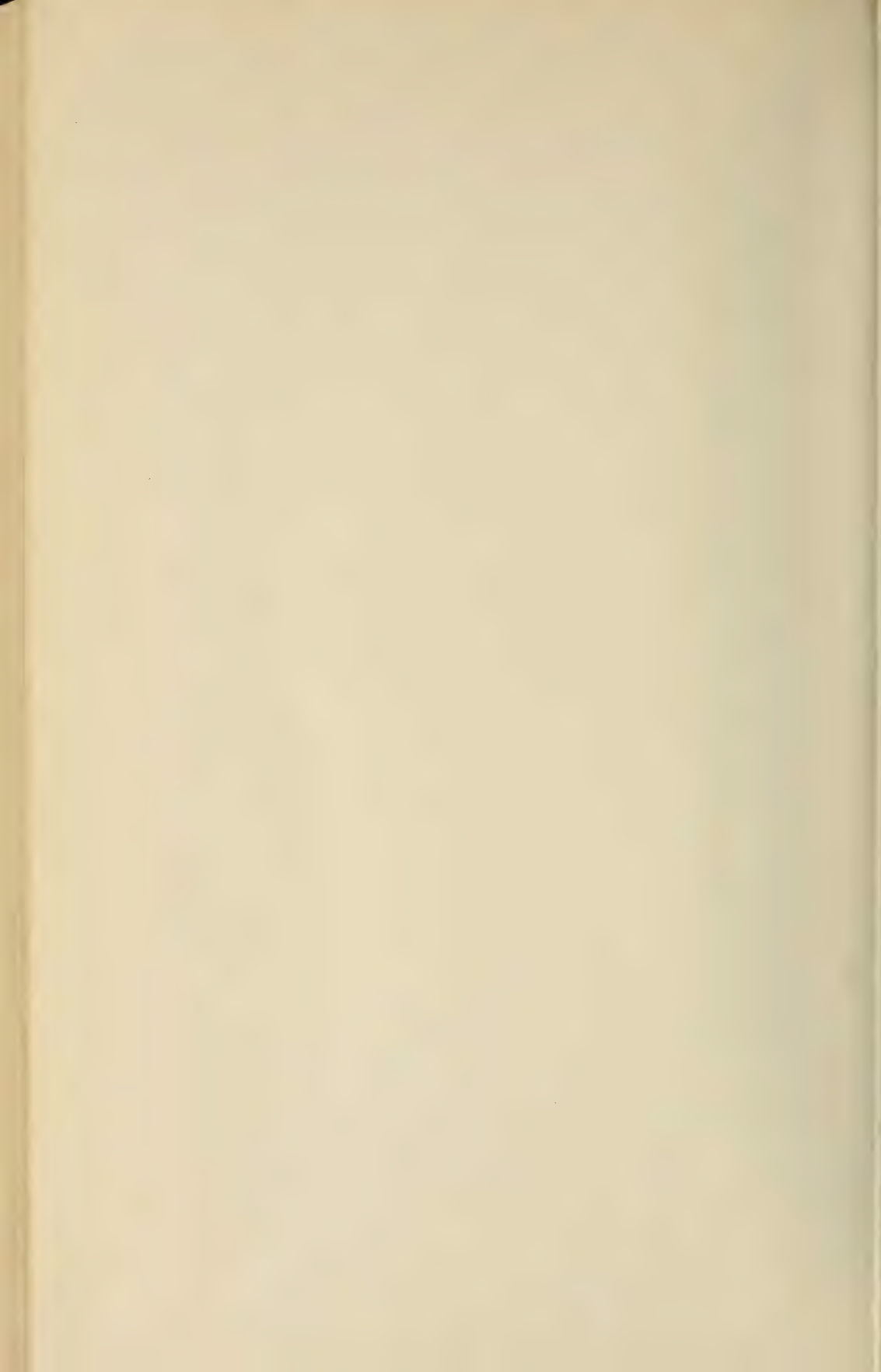
Adressenänderungen sind dem Kassier, Herrn Dr. H. D. VOLKART, Naturhistorisches Museum, Bernastrasse 15, Bern, zu melden.

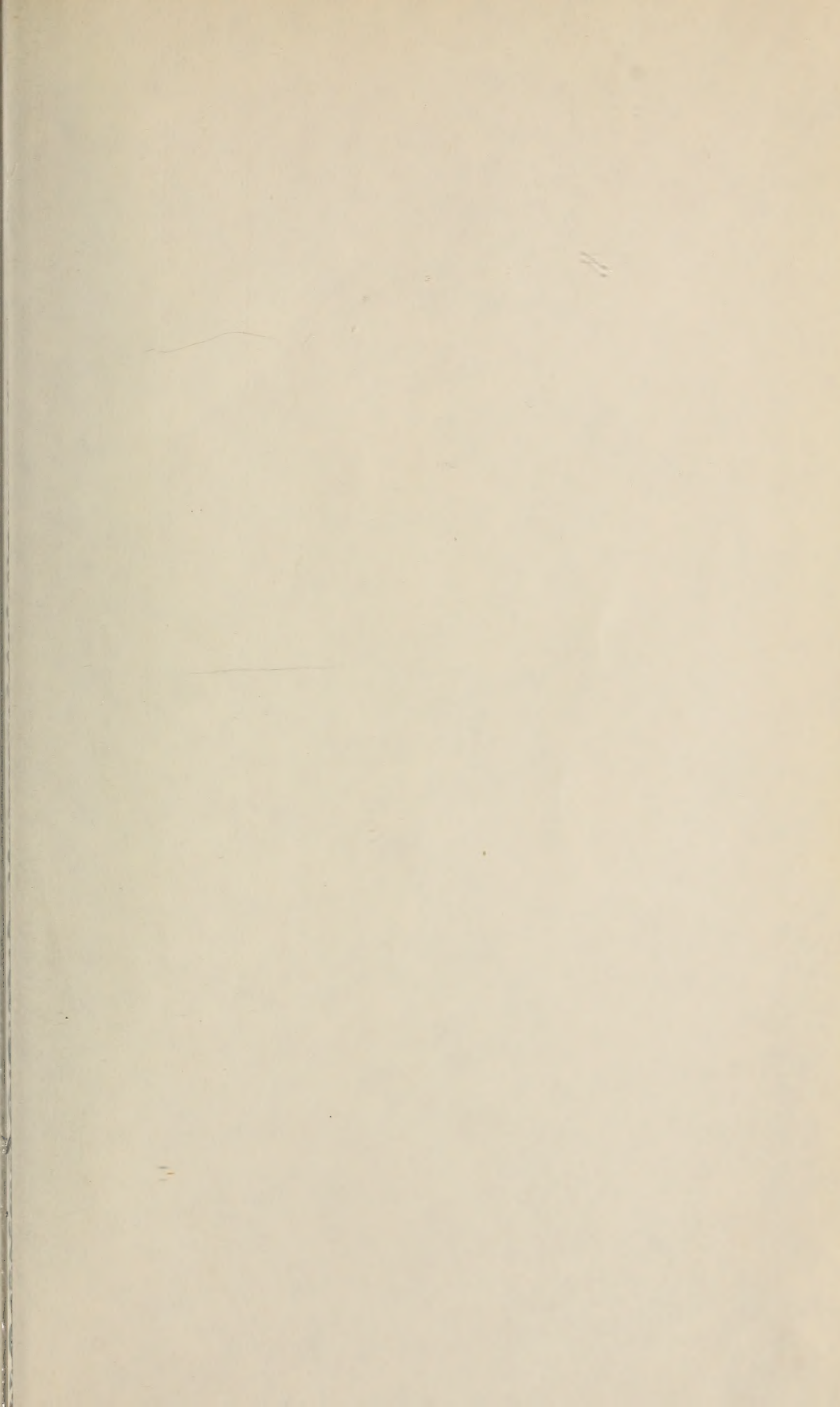




















SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1464